ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SERIE T. 7 1985 N° 1

Janvier-Mars 1985

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : Pr L. Leclaire, Laboratoire de Géologie.

Rédaction : P. Dupérier.

Comité scientifique : J. Aubouin (Paris), R. G. C. Bathurst (Liverpool), W. H. Berger (La Jolla), Y. Coppens (Paris), B. Cox (Londres), D. S. Cronan (Londres), J. Fabriès (Paris), de Lumley (Paris), W. R. Riedel (La Jolla).

Comité de Lecture : J. P. Caulet, J. C. Fischer, L. Ginsburg, L. Leclaire, E. A. Perseil.

Les Membres du Comité scientifique sont membres de droit du Comité de Lecture qui désigne les rapporteurs dont un au moins est extérieur au Muséum.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé, en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60.

— pour les **abonnements** et **achats au numéro,** au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 331-71-24 ; 331-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 587-19-17.

Abonnements pour l'année 1985 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1260 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 780 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 360 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 250 F

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 7, 1985, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 1

SOMMAIRE — *CONTENTS*

C. BRIMAUD et D. VACHARD. — Indications paléoécologiques fournies par les Spongiaires du Miocène supérieur d'Espagne 3

Paleoecological data given by the Sponges from the upper Miocene of Spain.

J. LAFUSTE et Y. PLUSQUELLEC. — Structure et microstructure de quelques Micheliniidae et Michelinimorphes (Tabulata paléozoïques) 13

Structure and microstructure of some Micheliniidae and Michelinimorphes (paleozoic Tabulata)

M. GAYET. — Gonorhynchiforme nouveau du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Monts de Judée) : *Judeichthys haasi* nov. gen. nov. sp. (Teleostei, Ostariophysi, Judeichthyidae nov. fam.) 65

A new Gonorhynchiform from the marine lower Cenomanian of Ramallah (Mountains of Judea) : Judeichthys haasi *nov. gen. nov. sp. (Teleostei, Ostariophysi, Judeichthyidae nov. fam.).*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 1 : 3-11.

Indications paléoécologiques fournies par les Spongiaires du Miocène supérieur d'Espagne [1]

par Claudine BRIMAUD et Daniel VACHARD

Résumé. — Les gisements tortoniens à Spongiaires du sud de l'Espagne sont resédimentés, par des procédés gravitaires (coulées sableuses, courants de turbidités, ou marnes tractives), dans le domaine épibathyal ; ce fait est prouvé par l'analyse paléobathymétrique de faunes et microfaunes variées. Les environnements de dépôts sont situés dans des chenaux de mid-fan (Almeria), au pied des pentes de canyon (Pliego), dans des turbidites longitudinales (Ta-e de Bouma ; Sorbas) ; un gisement se situe dans un environnement de décantation (Mazarron). Les biotopes des Spongiaires ont été reconstitués grâce à l'analyse morpho-fonctionnelle et aux relations animaux/substrat.

Abstract. — Numerous Sponges have been collected in resedimented carbonates (several gravity flows deposits in epibathyal domain) of the Upper Tortonian from southern Spain. Resedimentation has been proved by sequential and microfacies analysis (various mixed faunas). Outcrops show thanatocoenosis or taphocoenosis in deposits of grainflows, turbidites (Ta-e) or turbide marls. Paleoenvironments and paleoecology of Sponges are reconstructed by morpho-functional analysis and animal/substrate relations. Sponge biotopes are located in mid-fan channels (Almeria) or at the toe of slope gullies (Pliego) ; on one site, Sponges are found in a decantation environment (Mazarron). They inhabit gravelly or rocky substrates, and are uncommon on muddy ones. Sponges show various adaptations according to substrates, currents, etc. (perilith or hyperlith behavior ; club- or fan shaped, conical or irregular cylindrical forms).

C. BRIMAUD et D. VACHARD, *Institut Géologique A. de Lapparent (IGAL), 21, rue d'Assas, 75270 Paris cedex 06. RCP 641 du CNRS.*

INTRODUCTION

Nous allons essayer de présenter ici les principaux résultats concernant la paléoécologie des Éponges miocènes d'Espagne (Tortonien des Cordillères bétiques orientales). Ces résultats constituent une partie des thèmes développés dans une thèse soutenue récemment (C. BRIMAUD, 1984) et traitant de différents aspects de la biosédimentologie.

Les renseignements fournis par les diverses méthodes de la biosédimentologie et de branches complémentaires de la géologie (étude des faciès et des microfaciès, analyses séquentielle, environnementale, morpho-fonctionnelle, etc.) contribuent à une modélisation assez précise des milieux de dépôts où se sont accumulés les Spongiaires siliceux fossiles, et permettent d'autre part de restituer l'aspect des paléobiotopes de ces animaux.

1. Communication présentée aux Journées de la RCP 641 sur les indicateurs paléobiologiques de milieux (Institut de Paléontologie du Muséum, 26 et 27 mars 1984).

Notre exposé comportera les parties suivantes : une présentation rapide des gisements, puis l'indication des mécanismes et des types de dépôts qui leur correspondent ; enfin nous traiterons plus particulièrement des Spongiaires en précisant les indications qu'ils fournissent sur la bathymétrie, les relations avec les substrats et la courantologie. Une vision synthétique et schématique d'un paléobiotope chenalisé sera présentée.

I. Présentation des gisements
(Fig. 1)

Les gisements étudiés ont des aspects topographiques et lithologiques différents :

1 — *Pliego* : plateau où alternent des biocalcarénites à Algues et des marnes plus ou moins sableuses à Spongiaires, discordantes sur un substratum d'âge varié.

2 — *Almeria* : ensemble collinéen marno-sableux comportant des passées chenalisées grossières surmontées de marnes à cailloutis et de marnes sableuses à Spongiaires.

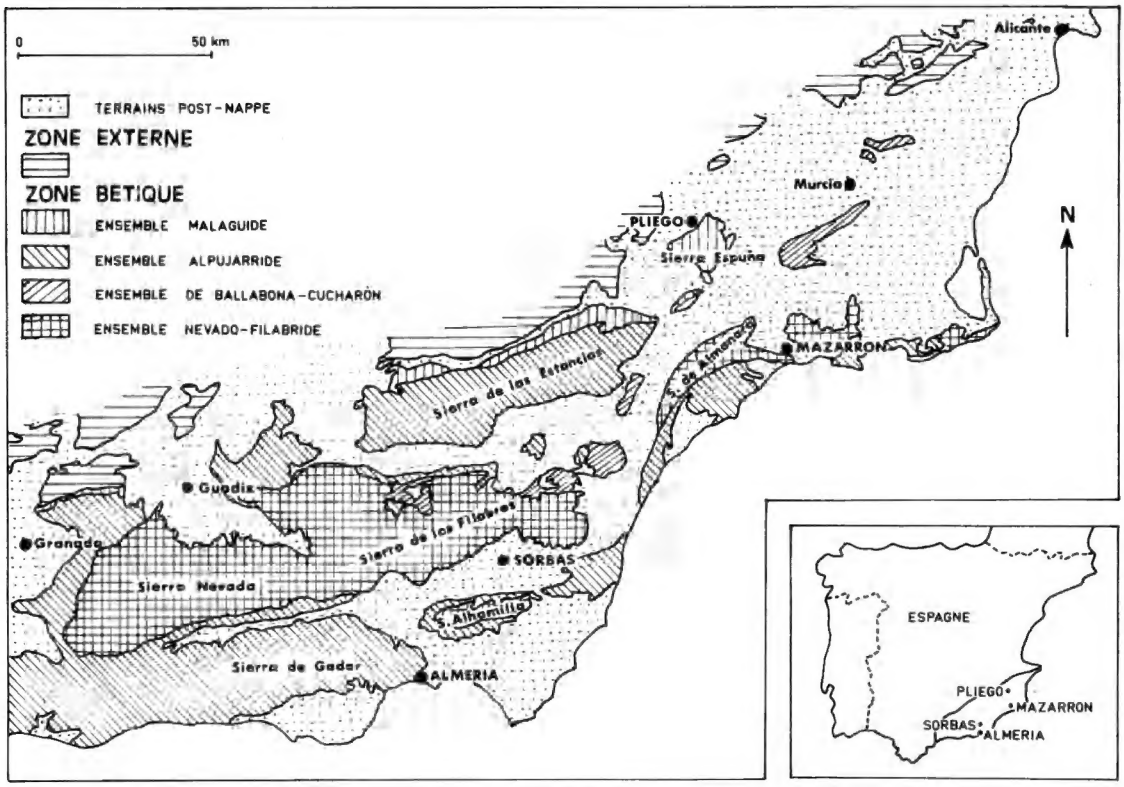


Fig. 1. — Situation des gisements dans le contexte structural des Cordillères bétiques orientales (d'après Egeler et Fontboté, 1976).

3 — *Sorbas* : petites crêtes constituées de turbidites à Spongiaires alternant avec des creux correspondant aux marnes.

4 — *Mazarron* : reliefs volcaniques recouverts de biocalcarénites à Algues et à Spongiaires ; et dépressions marneuses à Spongiaires, Crinoïdes et blocs de volcanisme.

Ces gisements ont en commun des figures sédimentaires caractérisant des dépôts resédimentés (drapés, troncatures, chenaux érosionnels, figures de courants, etc.). L'analyse des microfaciès confirme ces faits. Des microfaunes de bathymètries très diverses sont fréquemment associées : par exemple, des Foraminifères benthiques littoraux (*Elphidium, Amphistegina, Heterostegina*) sont remaniés avec des benthiques profonds (*Siphonina, Melonis, Lenticulina*, etc.) ; il en est de même pour les Ostracodes.

Les séquences virtuelles (fig. 2), dressées à partir des données de terrain, sont toutes grano- et stratodécroissantes. Cette analyse séquentielle comparée à celle de modèles actuels ou anciens permet de définir les mécanismes et les milieux de dépôt.

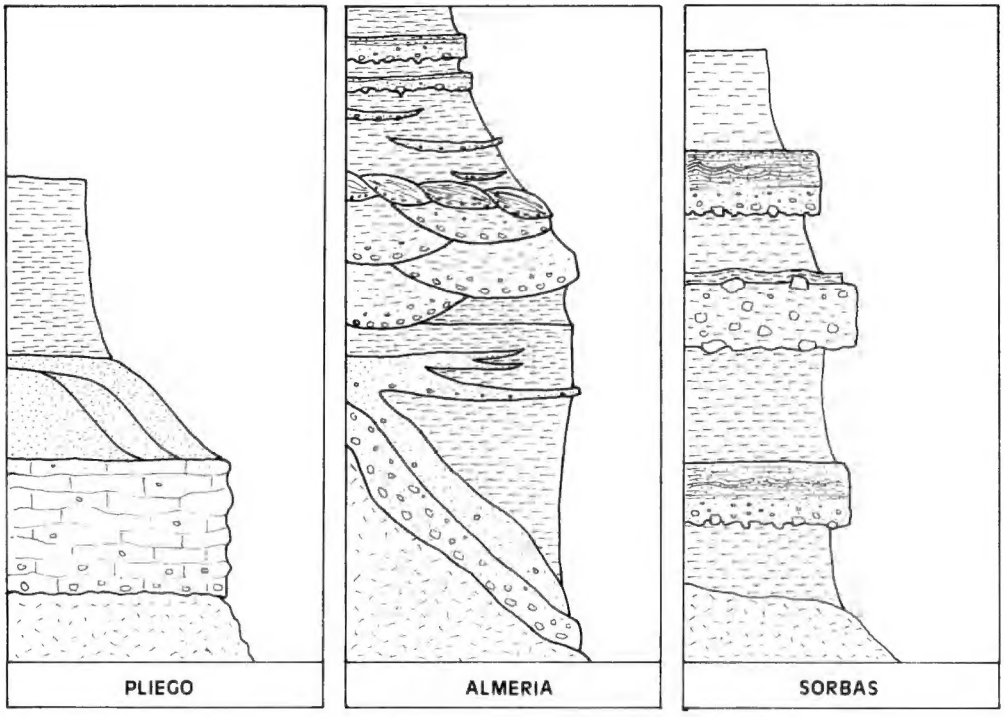


FIG. 2. — Schéma comparatif des séquences virtuelles (sans échelle).

II. Mécanismes et milieux de dépôt
(Fig. 3)

Les séquences virtuelles à Spongiaires se rapprochent très nettement de celles décrites à propos des écoulements gravitaires : (a) séquences de Bouma à Sorbas ; (b) séquences proches des coulées sableuses ou boueuses décrites par Middleton & Hampton (1973) à Pliego et Mazarron ; (c) séquences proches de celle des cônes à haute efficacité (décrites par Normark, 1970, et par Mutti & Ricci Lucchi, 1972) à Almeria ; (d) marnes de décantation à Mazarron.

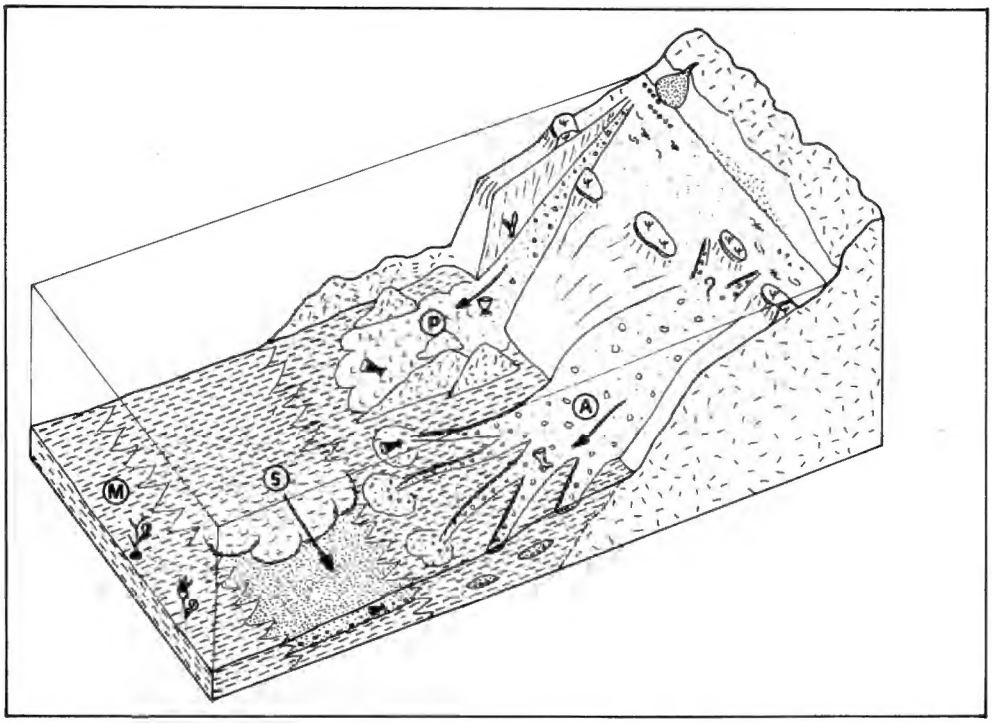


Fig. 3. — Reconstitution générale schématique des gisements à Spongiaires des Cordillères bétiques orientales. A : Almeria ; M : Mazarron ; P : Pliego ; S : Sorbas.

Les milieux de dépôt sont de quatre types : des ravins recevant des coulées sableuses (Pliego, Mazarron) ; des cônes externes où se déposent des turbidites longitudinales (Sorbas) ; des « proto-cônes » à nombreux chenaux (mid-fan) comblés par des coulées boueuses et sableuses, et où les courants tractifs sont importants (Almeria) ;des plaines bassinales de décantation (Mazarron). La resédimentation et les remaniements de faunes sont caractéristiques des trois premiers milieux.

III. Paléobathymétries et paléoenvironnements

Les analyses des microfaciès permettent de reconnaître des faunes appartenant à trois stocks bathymétriques qui caractérisent trois domaines marins :

— un domaine infralittoral à Foraminifères benthiques, Ostracodes, Algues vertes et rouges et Bryozoaires (30-60 m) ;

— un domaine circalittoral, réduit au Détritique du Large, et composé de faunes relictes glauconitisées, de grains isolés de glauconie et d'Ostracodes (150-200 m) ;

— un domaine épibathyal à Foraminifères benthiques et planctoniques, Polypiers, Bryozoaires, Ostracodes et Spongiaires (300-400 m).

Ces attributions bathymétriques ont été effectuées en utilisant les représentants des faunes néogènes qui se maintiennent dans l'Actuel ; ces « survivants » sont assez fréquents (Douglas, 1979 : 21-53).

Les faunes et flores étant toutes remaniées, on peut penser que les dépôts ultimes se placent à une bathymétrie d'environ 400 à 500 m.

IV. Les biotopes à Spongiaires

(Fig. 4)

Bien que les Spongiaires soient tous remaniés, et que leur accumulation soit de type biostromal, il est possible de reconstituer leurs biotopes, grâce à l'analyse morpho-fonctionnelle et aux relations animaux/substrats.

Ces données permettent de reconnaître une forte prédominance de Spongiaires hyperlithes, peuplant des fonds graveleux ou envasés, et des Spongiaires périlithes peuplant des surfaces abruptes de la roche à nu. Dans un seul cas, les Spongiaires devaient se fixer sur un substrat organique rameux (Crinoïdes, Gorgones, etc.).

1. Spongiaires hyperlithes

a — *Peuplement des fonds graveleux*

Certains Spongiaires occupent des fonds chenalisés (Almeria), comme le prouvent les galets fixés au pied d'Hexactinellides (*Laocaetis, Aphrocallistes*), remaniés dans les marnes. Ces galets sont identiques à ceux remplissant les chenaux de mid-fan. Ce type de peuplement est connu dans la littérature : Topsent (1904 : 49) a observé qu'*Aphrocallistes* se fixe « à des supports solides sur lesquels elle moule sa base ». D'autres auteurs citent également

des Hexactinellides et des Démosponges nombreuses sur les fonds à graviers (MORET, 1926 ; LABOREL & *al.*, 1961 ; SARÀ et VACELET, 1973).

On peut reconnaître, parmi les Spongiaires peuplant les fonds graveleux, deux types morphologiques reflétant deux régimes hydrodynamiques régnant dans les chenaux ou les ravins : ce sont les formes en coupe et les formes en éventail ou en coupe déjetée. Les premières (*Laocaetis crassipes crassipes*) témoignent de courants variables ; les secondes témoignent de courants unidirectionnels, et dans ce cas les Spongiaires (*Phlyctia expansa, Laocaetis crassipes crassipes, Aphrocallistes*) placent leurs pores inhalants face au courant (BIDDER, 1923 ; MÉLIÈRES & *al.*, 1970).

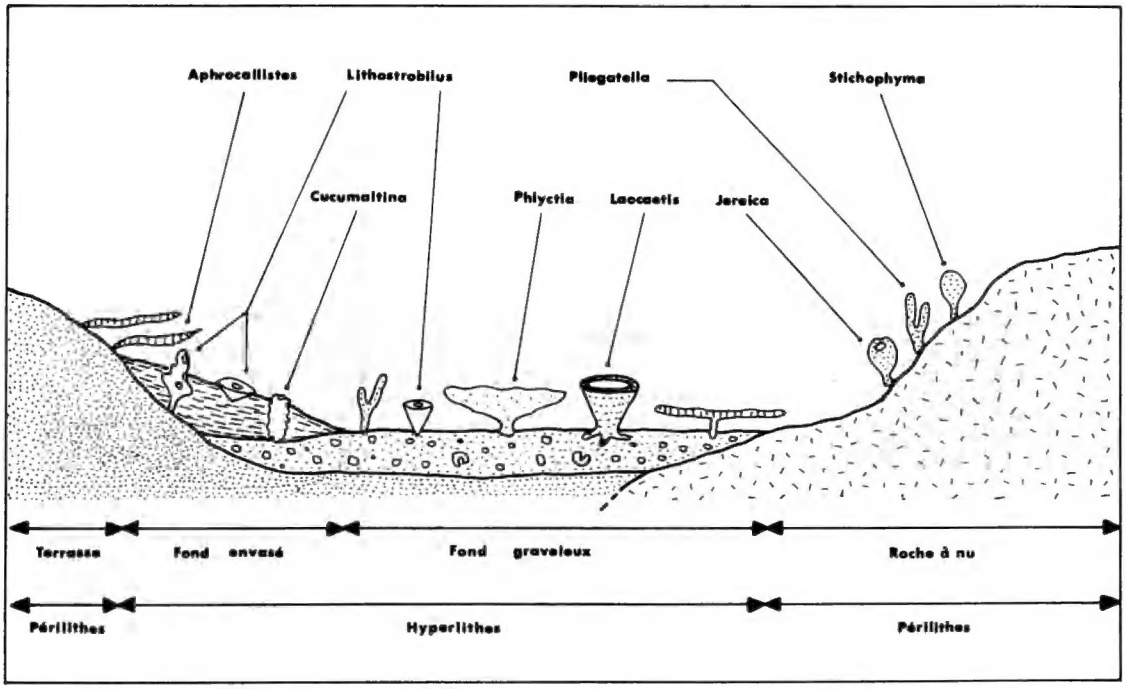


FIG. 4. — Reconstitution des différents biotopes à Spongiaires, grâce à l'analyse morphofonctionnelle et aux relations animaux/substrat.

b — *Peuplement des fonds envasés*

D'autres Spongiaires tolèrent un taux de sédimentation relativement important qui existe sans doute localement dans les ravins et les chenaux. Cette tolérance est marquée par la morphologie de Lithistides appartenant aux espèces *Cucumaltina placocephalus* n. gen. n. sp. (Pliego), *Lithostrobilus almeriae* n. sp. et *Plioboliopsis hispanica* n. gen. n. sp. (Almeria). *Cucumaltina placocephalus* est une forme dressée, qui devient très bosselée lorsqu'elle doit lutter contre un envasement ; *Lithostrobilus almeriae* adopte deux stratégies pour résister à la sédimentation : ou bien l'axe de l'animal est pratiquement « décroché », et on a

l'impression que deux Spongiaires se sont développés l'un sur l'autre, ou bien l'espèce adopte une forme de cône aplati et « étalé » sur le sédiment. *Plioboliopsis hispanica* n. gen. n. sp. montre la même forme. Dans ce dernier cas, les échantillons sont souvent de faible taille (diamètre d'environ 5 cm).

La principale différence entre les données actuelles et miocènes est l'absence dans nos gisements de faisceaux de spicules surélevant le corps du Spongiaire au-dessus de la vase (SARÀ et VACELET, 1973 : 481).

2. Spongiaires périlithes

Ils peuplent la roche à nu représentée dans les paléomilieux par les bords de ravins ou les bords de chenaux précocement indurés. Il s'agit de Spongiaires Lithistides en forme de massue, dressés ou digités, dont la base de fixation peut être sub-parallèle par rapport à l'axe longitudinal du Spongiaire. Ces Spongiaires sont représentés dans nos gisements par les genres *Pliegatella, Jereica, Stichophyma, Pliobolia, Plioboliopsis* et *Lithostrobilus*. Les données actuelles révèlent l'existence de tels substrats abrupts colonisés par des Spongiaires : LABOREL & *al.*, 1961, dans le canyon de Cassidaigne ; VACELET et VASSEUR, 1977, à Tuléar ; groupe Escarmed, 1982, plateau Cyrénien au large de la Libye, etc.

D'autres animaux peuplent ces pans rocheux : ce sont des Polypiers (Dendrophyllidés) et des Térébratules. Cette association existe à Almeria et a été observée sur les falaises du canyon de Cassidaigne (LABOREL & *al.*, 1961 : 10-11).

3. Spongiaires sur substrat organique

Dans les dépôts marneux de Mazarron, on trouve une espèce unique de Spongiaire (*Stichophyma ovoidea*), qui choisit un substrat organique représenté par des Crinoïdes, lesquels firent l'objet d'une note en 1977 (MONTENAT et ROUX), ou des Gorgones. Ce choix est prouvé par l'aspect « épaté » et en « gouttière » des bases de fixation.

4. Autres données de l'analyse morpho-fonctionnelle

L'observation des échantillons a apporté quelques renseignements sur les conditions écologiques régnant au sein des biotopes. On constate en effet que tous les Spongiaires ont perdu leur squelette dermal, et que, souvent, le corps de l'animal mort porte des épizoaires. Ces deux observations montrent que plusieurs étapes séparent la mort du Spongiaire de son enfouissement ; l'influence des courants est importante. Ces étapes sont les suivantes :

— l'animal est « déchaussé » de son substrat et est plus ou moins transporté (action de courants tractifs) ;

— ce régime de courants tractifs arrache le squelette dermal du Spongiaire ;

— puis des épizoaires se développent sur toutes les faces du Spongiaire pendant un temps assez court, vu la taille des Huîtres, et pendant une période de non-sédimentation (courants tractifs moins violents) ;

— le Spongiaire est ensuite transporté au sein d'une coulée sableuse, ou de forts courants tractifs, dont les dépôts constitueront le recouvrement ultime des Spongiaires. Les courants tractifs peuvent être encore plus complexes, puisqu'ils parviennent à dégager du sédiment des Spongiaires enfouis tels que *Cucumaltina*.

Certains aspects de ces phénomènes ont déjà été décrits dans la littérature : MORET (1921 : 149) a observé des épizoaires sur des *Jereica* crétacés. Il pense que ces épibiontes se sont fixés sur le Spongiaires mort, car sinon, « les larves auraient été dévorées par les phagocytes » ; ZIEGLER (1964 : 88-96) a indiqué que : « les épibiontes renseignent sur le temps s'écoulant entre la mort et l'enfouissement de l'organisme ». On n'a pas évalué ce temps, par manque de données sur la croissance des Huîtres (Bryozoaires, Polypiers, etc.), mais cet exercice pourrait être tenté avec profit pour estimer, par exemple, les taux de sédimentation.

V. CONCLUSIONS BIOSÉDIMENTOLOGIQUES

1. Les Spongiaires ont presque tous perdu leur squelette dermal et portent fréquemment des épizoaires sur leur squelette essentiel.
2. On ne retrouve jamais les Spongiaires à proximité de leur substrat (sauf pour le gisement de Mazarron).
3. Ils sont présents dans des faciès divers : calcaires à Algues (Mazarron, Pliego), marnes (Pliego, Almeria), grès calcaires turbiditiques (Sorbas). Nous avons vu que ces dépôts sont soit des coulées sableuses, soit des turbidites. Les Spongiaires ne pouvant pas vivre dans des eaux trop turbides (SARÀ et VACELET, 1973 : 481) sont donc arrachés de leur substrat par des écoulements gravitaires et resédimentés au sein des dépôts variés issus de ces écoulements.
4. Il s'agit donc de *thanatocoenoses souvent peu déplacées*, car les coulées sableuses se « gèlent » rapidement (Pliego, Mazarron), de même que les marnes turbides déposent assez tôt leur charge de Spongiaires (Pliego, Almeria).
5. *Une thanatocoenose en place* est mise en évidence dans les dépôts marneux de Mazarron.
6. Le gisement de Sorbas présente un troisième type d'accumulation, celui d'une *taphocoenose*, où il y a reprise d'une première thanatocoenose par une turbidite longitudinale avant le dépôt final.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BIDDER, G. P., 1923. — The relation of the form of a Sponge to its currents. *Q. Jl Microsc. Sci.*, **67** : 293-323.

BRIMAUD, C., 1984. — Étude biosédimentologique des gisements à Spongiaires du Tortonien des cordillères bétiques orientales (Espagne). Thèse, Univ. de Provence, 2 vol. : 482 p., 22 pl.

DOUGLAS, R. G., 1979. — Benthic Foraminiferal Ecology and Paleoecology : a review of concepts and methods. *In* Lipp et al. : Foraminiferal and Paleoecology. *SEPM Short Course*, n° 6, Houston, 1979 : 1-198.

GROUPE ESCARMED, 1982. — Données nouvelles sur les marges du bassin Ionien profond (Méditerranée Orientale), résultats des campagnes Escarmed. *Revue I.F.P.*, **37** (6) : 713-731.

LABOREL, J., J. M. PERES, J. PICARD & J. VACELET, 1961. — Étude directe des fonds des parages de Marseille de 30 à 300 m avec la soucoupe plongeante Cousteau. *Bulletin Inst. océanogr. Monaco,* **1206** : 1-16.

MELIÈRES, F., W. D. NESTEROFF, & Y. LANCELOT, 1970. — Étude photographique des fonds du Golfe de Cadix. *Cah. Océanogr.*, **22** : 63-72.

MIDDLETON, G. V., & M. A. HAMPTON, 1973. — Sediment gravity flows, mechanics of a flow and deposition. *In* Middleton & Bouma : Turbidites and deep-water sedimentation. *Soc. Econ. Paleont. Mineral, Pacific Section, Short Course* : 1-38.

MONTENAT, C., & M. ROUX, 1977. — Site à Crinoïdes pédonculés et bathymétrie des bassins messiniens dans les Cordillères bétiques orientales (Espagne méridionale). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), **19** (2) : 405-416.

MORET, L., 1921. — Révision du genre *Jereica* Zittel (Éponge Lithistide crétacée) ; sur le tissu fibreux des Rhizomorines et des Pharétrones. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4), **21** (4-6) : 125-151.

— 1926. — Contribution à l'étude des Spongiaires siliceux du Crétacé supérieur français. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n° 5, 2 vol. : 2, 4 : 1-120, pl. 1-10 ; 3, 1 : 121-338, pl. 11-24.

MUTTI, E., & F. RICCI LUCCHI, 1972. — Le torbiditi dell'Appennino settentrionale : introduzione all'analisi di facies. *Memorie Soc. geol. Ital.*, **11** : 161-199.

NORMARK, W. R., 1970. — Growth patterns of deep-sea fans. *AAPG Bull.*, **54** : 2170-2195.

SARÀ, M., & J. VACELET, 1973. — Écologie des Démosponges. *In* BRIEN & *al.*, Traité de Zoologie. T. III : Spongiaires : 462-576.

TOPSENT, E., 1904. — Spongiaires des Açores. *Résult. Camp. scient. Prince Albert I,* **25** : 1-280.

VACELET, J., & P. VASSEUR, 1977. — Sponge distribution in Coral reefs and related areas in the vicinity of Tuléar (Madagascar). *Proc. Third Intern. Coral Reef Symp.*, Miami : 113-117.

ZIEGLER, B., 1964. — Bewuchs auf Spongien. *Paläont. Z.*, **38** (1/2) : 88-97.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 1 : 13-63.

Structure et microstructure de quelques Micheliniidae et Michelinimorphes (Tabulata paléozoïques)

par Jean LAFUSTE et Yves PLUSQUELLEC

Résumé. — Appartenant tous à un groupe reconnaissable à la possession de planchers incomplets et convexes, les genres *Michelinia, Praemichelinia, Eumichelinia, Michelinopora, Protomichelinia, Cystimichelinia, Holacanthopora, Beaumontia, Rhizopora* et le nouveau genre *Turnacipora* sont concernés par cette étude. Jusqu'ici les données sur la microstructure de cet ensemble de Tabulés michelinioïdes se réduisaient à quelques observations et à de rares figurations de la nature lamellaire du sclérenchyme de *Michelinia* et *Holacanthopora* et à l'examen plus approfondi des lamelles chez *Praemichelinia*. La réalisation de lames ultra-minces permet d'apporter des précisions sur la constitution des murailles de la plupart des genres précédents, répartis du Dévonien au Permien final. *Michelinia* est caractérisé par des lamelles onduleuses, parallèles en grande majorité à la lame médiane ; *Praemichelinia* présente également des lamelles, mais divergeant vers le haut ; *Turnacipora* n. gen. se révèle posséder des murailles à microlamelles cupulaires ; *Beaumontia* manifeste la même constitution ; la présence d'une stéréozone fibreuse chez *Protomichelinia* est probable ; la microstructure de *Michelinopora* et *Cystimichelinia* demeure inconnue ; un genre rapproché de *Praemichelinia* montre une muraille lamellaire mais avec fibrisation de sa partie médiane ; enfin la constitution totalement fibreuse d'une forme du Permien supérieur est mise en évidence. Du point de vue stratigraphique, les formes à lamelles parallèles ne dépassent pas le Carbonifère moyen, les formes à divergence sont représentées jusqu'au Permien supérieur, tandis que les michelinioïdes microlamellaires fournissent de bons marqueurs du Carbonifère inférieur. Pour la recherche des tendances évolutives, des caractères tels que la présence des planchers en arc-boutant ou l'existence d'une épithèque se révèlent non significatifs alors que la nature des éléments microstructuraux permet de proposer une esquisse provisoire des relations phylogénétiques des principaux genres michelinioïdes. En conclusion, l'intérêt de la microstructure pour la définition des genres de michelinioïdes est souligné, mais on signale aussi les problèmes que pose son introduction dans la définition des familles et les profonds remaniements que pourrait subir de ce fait la systématique des Tabulés.

Abstract. — The present study deals with the group of michelinioid Tabulate corals having in common convex incomplete tabulae, they are namely : *Michelinia, Praemichelinia, Eumichelinia, Michelinopora, Protomichelinia, Cystimichelinia, Holacanthopora, Beaumontia, Rhizopora* and *Turnacipora* nov. gen. Except for the lamellae in *Praemichelinia* their microstructure has been poorly known with only few illustrations given of the lamellar sclerenchyme within *Michelinia* and *Holacanthopora*. Ultra-thin sections bring new light on the wall structure of most of these Devonian to Late Permian genera. *Michelinia* shows parallel undulating lamellae ; *Praemichelinia* has its lamellae diverging upwards ; in *Turnacipora* the wall is composed of domed microlamellae as is the case in *Beaumontia*. The presence of a fibrous stereozone in *Protomichelinia* seems probable. The microstructure of *Michelinopora* and *Cystimichelinia* remains unknown. A genus close to *Praemichelinia* shows a lamellar wall still with the formation of fibres in its median part. Finally a totally fibrous compositions is recorded in a Late Permian form. Concerning stratigraphy, forms having parallel lamellae are not found beyond the Middle Carboniferous ; forms showing divergence are present up to the Late Permian whereas the microlamellar michelinioids are good indicators of the Early Carboniferous. For the research of evolutionary trends, such characters as inclination of tabulae or presence of epitheca are revealed to be insignificant whereas microstructural patterns suggest phylogenetic relations between

the principal michelinioid genera. The interest of microstructure in generic definition of michelinioid Corals is underlined. At the same time attention is drawn to problems arising by its introduction into family definition and the profound eventual changes to be expected in Tabulate corals systematic.

J. Lafuste, *Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris, et E.R. 154 CNRS.*
Y. Plusquellec, *Laboratoire de Paléontologie et de Stratigraphie du Paléozoïque, Faculté des Sciences, 6, av. Le Gorgeu, 29283 Brest cedex, et GRECO 130007 CNRS.*

Les Tabulés michelinioïdes du Dévonien au Permien attribués aux genres *Michelinia, Eumichelinia, Praemichelinia, Michelinopora, Protomichelinia, Cystimichelinia* et *Holacanthopora* présentent un certain nombre de caractères morphologiques et structuraux qui semblent en faire un groupe homogène. Ces formes sont essentiellement caractérisées par la présence de planchers incomplets ou vésiculeux, parfois très développés et fortement convexes, de pores situés sur les arêtes et sur les faces des corallites.

En ce qui concerne le mode de multiplication végétative, le bourgeonnement se fait selon deux types principaux :

— bourgeonnement latéral ou « intracalicular-intravisceral budding » (Nowinski, 1976, chez *M. tenuisepta* sensu Nowinski, Plusquellec, 1976, et Lafuste & Plusquellec, 1980, chez *Praemichelinia guerangeri*, ainsi que chez plusieurs formes figurées dans la présente note) ;

— bourgeonnement intramural ou « intracalicular-mural budding » ou « stereozonal increase » (White, 1971, chez *Michelinia* (*Protomichelinia*) *glomerata egertoni, Michelinia phillipsi* nom. nud. et *Rhizopora tubaria*).

D'autres modalités de bourgeonnement ont été reconnues chez un *Praemichelinia* du Carbonifère ; il s'agit d'une multiplication à partir d'un pore d'angle ou bien à partir d'un plancher vésiculeux évoluant en pan de muraille.

Si le mode de gemmation présente dans le groupe des Michelinimorphes un intérêt systématique, il semble pour le moment difficile d'en évaluer l'importance, compte tenu des variations observées et du peu de données concernant à la fois la microstructure et le mode de multiplication végétative.

Étant donné le caractère partiellement phacéloïde de ses colonies, le genre *Beaumontia* ne possède qu'une partie des traits structuraux des formes massives, mais paraît devoir être rapporté au même groupe. Il en est de même pour *Rhizopora* dont le caractère phacéloïde est encore plus accentué.

Les données microstructurales précises concernant les Micheliniidae restent à ce jour peu nombreuses. L'existence d'une ligne noire a été relevée par de nombreux auteurs dans le plan médian de la muraille. La nature lamellaire du sclérenchyme a été quelquefois signalée par le texte (par exemple : Yabe & Hayasaka, 1915 ; Fontaine, 1961 ; Nowinski, 1976), mais il semble que seuls Le Maître (1954), Lafuste (1959, 1978), Plusquellec (1976) et Lafuste & Plusquellec (1980) en aient fourni des figurations détaillées. Une constitution fibro-radiaire de la muraille est indiquée par Tchudinova *in* Ruzhencev & Sarytcheva (1965) chez les formes du Permien.

L'étude en lames à faces polies, dites LFP (LAFUSTE, 1970), de la microstructure du sclérenchyme de la muraille de quelques Micheliniidae et Michelinimorphes montre l'existence (compte tenu de la nature toujours fibreuse des épines septales) de microstructures de types lamellaires, microlamellaires et fibreux.

Le but de cette note est de présenter pour des taxons échelonnés du Dévonien inférieur au Permien l'importance de la microstructure pour la systématique du groupe et son intérêt dans l'établissement de la phylogénie des Tabulés.

Abréviations

EM : Coll. École des Mines, Lyon.
BM : British Museum, Londres.
GSI : Geol. Survey of India, Pakistan.
LPB : Labo. Paléontologie et Stratigraphie du Paléozoïque, Brest.
MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
USNM : U.S. National Museum, Washington.

I. DONNÉES MORPHOLOGIQUES, STRUCTURALES ET MICROSTRUCTURALES

MICHELINIIDAE ET MICHELINIOÏDES DU DÉVONIEN ET DU CARBONIFÈRE

Genre **MICHELINIA** de Koninck, 1841

Espèce-type : *Calamopora tenuisepta* Phillips, 1836
(Fig. 1-7 ; pl. I, 3 ; pl. II, 1-3)

pars 1836 — *Calamopora* ; PHILLIPS, p. 200.
non 1836 — *Manon* Schweig. ; GOLDFUSS, p. 2.
pars 1841 — *Michelinia* novis, DE KONINCK, p. 29.
pars 1872 — *Michelinia* de Koninck ; DE KONINCK, p. 130.
pars 1952 — *Michelinia* de Koninck ; LE MAÎTRE, p. 76.
? 1954 — *Holacanthopora* nov. gen. ; LE MAÎTRE, p. 1668.

REMARQUES SUR L'ESPÈCE-TYPE

L'espèce-type du genre *Michelinia*, à savoir *M. tenuisepta*, a été désignée par MILNE-EDWARDS & HAIME (1852) mais ces auteurs se réfèrent non pas à l'original de PHILLIPS mais à un spécimen de DE KONINCK (1841, pl. C, fig. 3) rapporté à cette espèce. Nous n'avons pu vérifier cette détermination qui semble correcte, mais nous avons étudié le type de

Michelinia tenuisepta (Phillips, 1836) grâce à l'obligeance du British Museum de Londres qui a bien voulu que l'on y taille des lames ultra-minces qui s'ajoutent aux lames historiques récemment figurées par HILL (1981, fig. 374 2b-c).

DIAGNOSE. — Genre de Micheliniidae à corallites cerioïdes, caractérisé par une muraille lamellaire. Prédominance des lamelles onduleuses parallèles à la ligne médiane, quelques zones à lamelles obliques divergeant vers les calices. Épines trabéculaires bien développées ou absentes. Planchers complets rares, le plus souvent franchement vésiculeux, parfois en arc-boutant au contact de la muraille ; pores muraux sur les arêtes et sur les faces des corallites. Type de bourgeonnement restant à définir (latéral ?). « Épithèque » généralement bien développée mais pouvant manquer.

DESCRIPTION SOMMAIRE DU TYPE

Morphologie externe

Corallum à nombre relativement restreint de corallites disposés en faisceau peu divergent, axes des calices plus ou moins parallèles à l'axe de la colonie ; stries de croissance bien développées sur la face non calicifère, donnant l'aspect d'une épithèque.

Structures internes

L'examen des coupes transversales et longitudinales montre une muraille relativement épaisse (environ 1 mm) et possédant, par places, de nombreuses épines trabéculaires de petite taille. Les pores muraux n'ont pu être mis en évidence que sur les parois des corallites, leur existence sur les arêtes de ceux-ci reste hypothétique, toutefois certains types de discontinuité de la ligne médiane foncée indiqueraient leur présence à un niveau proche du plan de la coupe. Ces observations en lame mince contredisent l'opinion de DE KONINCK (1841) qui écrivait « M. Phillips, à qui l'on doit la connaissance de cette espèce, croit que les tubes communiquent entre eux par leur paroi. Ce savant géologue est tombé dans une erreur manifeste... ». Les planchers vésiculeux à convexité classiquement dirigée vers les calices sont parfois fortement épaissis et peuvent porter des épines. On ne distingue pas à la périphérie des corallites un système de planchers en arc-boutant. L'unique coupe longitudinale ne montre pas de figure caractéristique du bourgeonnement latéral ; par contre, sur la coupe transversale, un petit corallite, non séparé par une ligne noire de son voisin de grande taille, pourrait correspondre à une « cella » (PLUSQUELLEC, 1976 : 200 et fig. 17a) qui vient de se séparer de son parent ou dont la communication a été secondairement obstruée par l'épaississement de la muraille (fig. 1B).

MICROSTRUCTURE DU TYPE

A grossissement moyen, tel qu'il est obtenu à l'examen de lames d'épaisseur « pétrographique », soit environ 30 μm, les aspects microstructuraux des sections longitudinale et transversale sont identiques (fig. 2A et B). Dans la zone médiane de la muraille, on distingue une ligne foncée d'apparence granulaire dont le trajet, qui n'est rectiligne que sur de courtes portions, présente des ondulations d'importance et de densité assez variables ; de

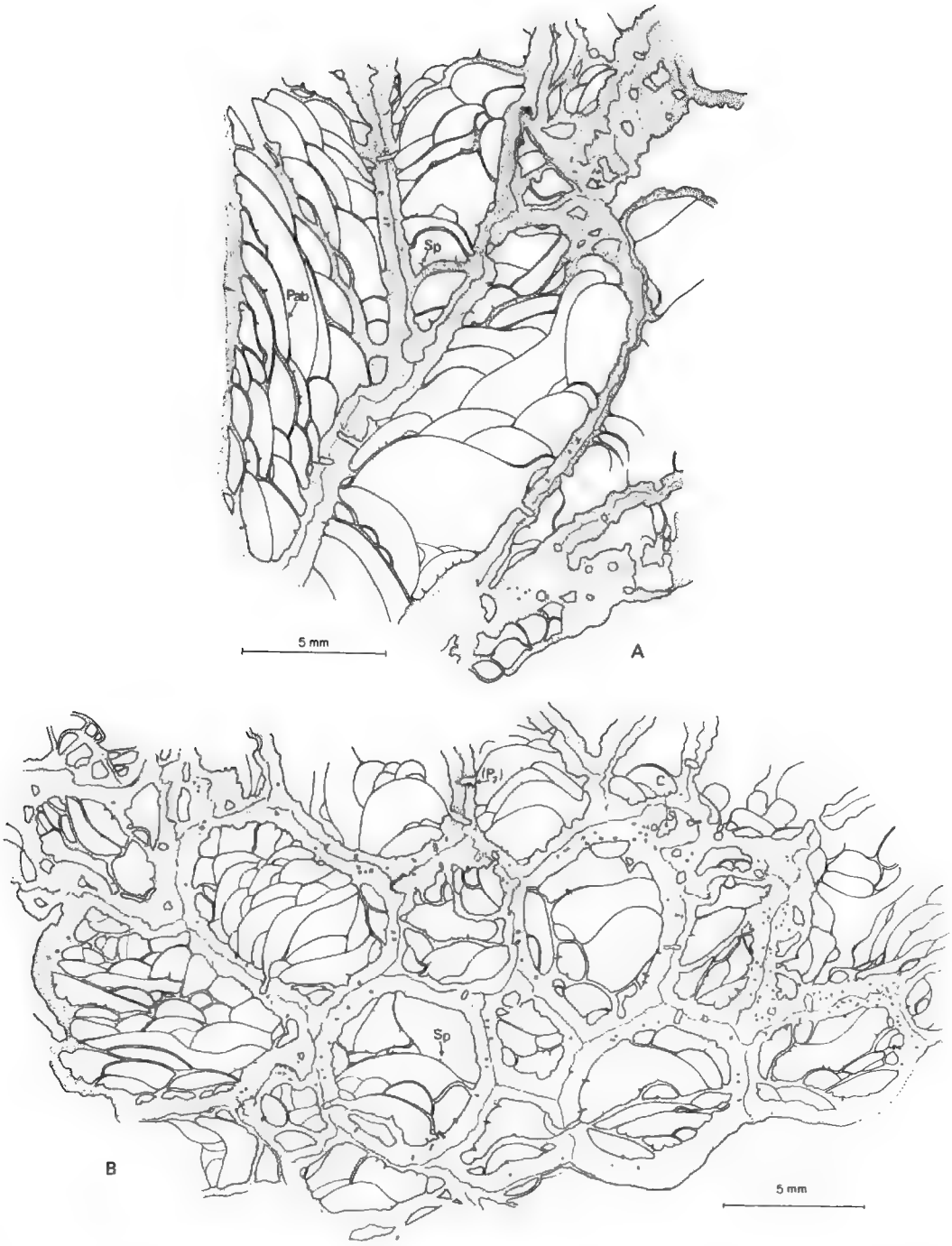


FIG. 1. — *Michelinia tenuisepta* (Phillips, 1836), holotype, BM R 333, Bolland, Yorkshire G.-B. Carbonifère : A, coupe longitudinale montrant les planchers vésiculeux dont certains sont épaissis et portent des épines trabéculaires ; B, coupe transversale située vers le sommet de la colonie ; épines nombreuses, petites, incluses dans la muraille ou faisant saillie dans la lumière du corallite, visibles également sur les planchers ; en « C » cella probable (cf. texte).

part et d'autre de cette structure, le sclérenchyme se révèle composé de lamelles dont la disposition est globalement parallèle aux limites des murailles. A l'intérieur de ce tissu compact, les paquets de lamelles montrent, comme la lame médiane, des ondulations irrégulières, d'amplitude nettement plus faible que les courbures qui affectent le bord du squelette. Au contact des épines septales fibreuses, le rebroussement des lamelles est nettement visible (fig. 2A).

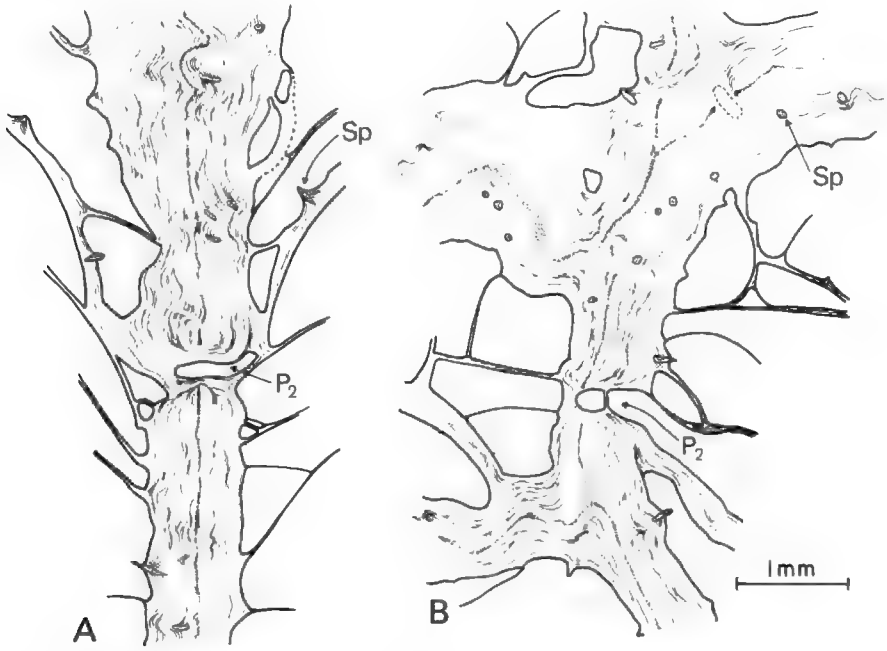


FIG. 2. — *Michelinia tenuisepta* (Phillips, 1836), holotype, aspects de la microstructure à faible grossissement, BM R 333 : A, coupe longitudinale (détail de la figure 1A) dans la muraille montrant la « ligne noire » continue et les lamelles du stéréoplasme, plus ou moins ondulées mais disposées parallèlement à la ligne noire ; quelques épines trabéculaires (sp) avec rebroussement des lamelles à leur contact ; microstructure lamellaire des épaississements sur les planchers ; en P2 un pore mural ; B, coupe transversale (détail de la figure 1B) ; lamelles disposées parallèlement à la ligne noire ; en P2 un pore mural avec diaphragme obturateur (?).

Les lames ultra-minces (épaisseur de 2 à quelques μm) permettent de constater que l'épaisseur moyenne des lamelles est de 4 à 5 μm, avec un maximum de 7 à 8. Leur plus grande longueur se situe vers 45 μm. Les plages de petite taille qui apparaissent entre les sections les plus développées correspondent aux recoupements plus ou moins périphériques de lamelles normales. Les limites des sections des lamelles sont fortement irrégulières, mais leur trait caractéristique est la nette prédominance de cupules, tant à leurs faces inférieures que supérieures, dont la concavité est orientée comme le sens d'accrétion du sclérenchyme (flèche sur fig. 3A). A fort grossissement, on observe que la « lame médiane sombre » est constituée par des granules — chacun parfaitement transparent — de dimension très varia-

ble, mais dont le diamètre n'excède toutefois que rarement 20-25 μm. Ils sont très fortement engrenés les uns dans les autres (fig. 3B).

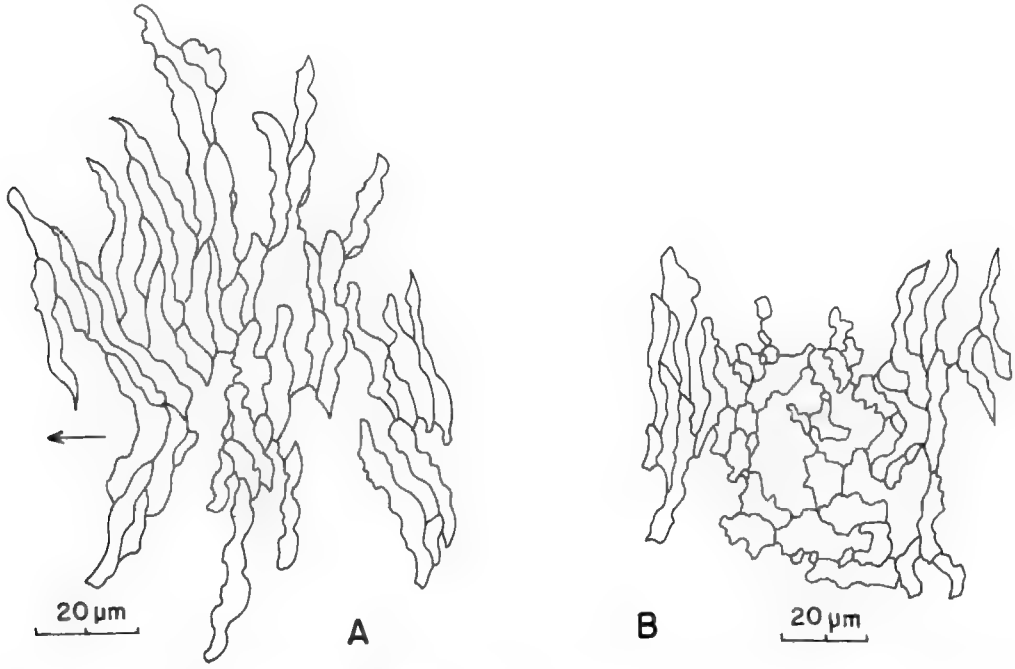


Fig. 3. — *Michelinia tenuisepta* (Phillips, 1836), holotype, microstructure en lames LFP : A, coupe transversale, la flèche indique le sens de sécrétion des lamelles du sclérenchyme (BM R 333d) ; B, coupe longitudinale montrant la lame médiane granulaire flanquée de lamelles (BM R 333).

Compléments sur la structure et la microstructure du genre

Le spécimen de *Michelinia convexa* d'Orbigny, 1847, figuré par Milne-Edwards & Haime (1851, pl. 16, fig. 1) et considéré par Thevenin *in* Boulle (1907) comme le type de d'Orbigny, est conservé dans les collections du MNHN sous le numéro Z141a. Ce polypier qui paraît identique aux formes de l'Onondaga des USA (Eifelien inférieur) est très largement silicifié, mais donne néanmoins des indications sur sa structure (fig. 4) et sur sa microstructure. Malgré la silicification, des « fantômes » des lamelles originelles sont discernables : elles sont à la fois onduleuses et globalement parallèles à la ligne médiane (fig. 5). Par l'ensemble de ses caractères, cette espèce appartient donc bien au genre *Michelinia*.

D'autres spécimens parfaitement conservés (coll. USNM aimablement communiqués par W. A. Oliver), attribués à la même espèce, montrent un mode de vie tout à fait particulier : épibiontes de tiges de Crinoïdes, ils sont entièrement dépourvus d'épithèque.

Du point de vue microstructural, ces colonies permettent également des observations intéressantes. Dans certains secteurs de la muraille, les coupes longitudinales montrent une

FIG. 4. — *Michelinia convexa* d'Orbigny, 1847, holotype sensu THEVENIN, 1907, MNHN Z 147a, « Dévonien des États-Unis » : coupe longitudinale.

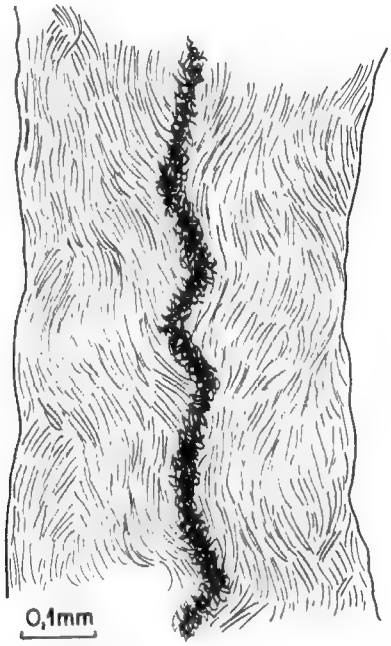


FIG. 5. — *Michelinia convexa* d'Orbigny, 1847, holotype, MNHN Z 147a (LFP Z 147a1) : coupe longitudinale montrant la lame médiane et les lamelles globalement parallèles à celle-ci.

disposition onduleuse des lamelles globalement parallèle à la lame médiane (fig. 6A), tandis que dans d'autres portions du squelette (fig. 6B), les lamelles sont insérées obliquement par rapport à cette dernière, déterminant un dièdre ouvert en direction des calices. Cette divergence est, comme on le verra plus loin, la caractéristique principale du genre *Praemichelinia*.

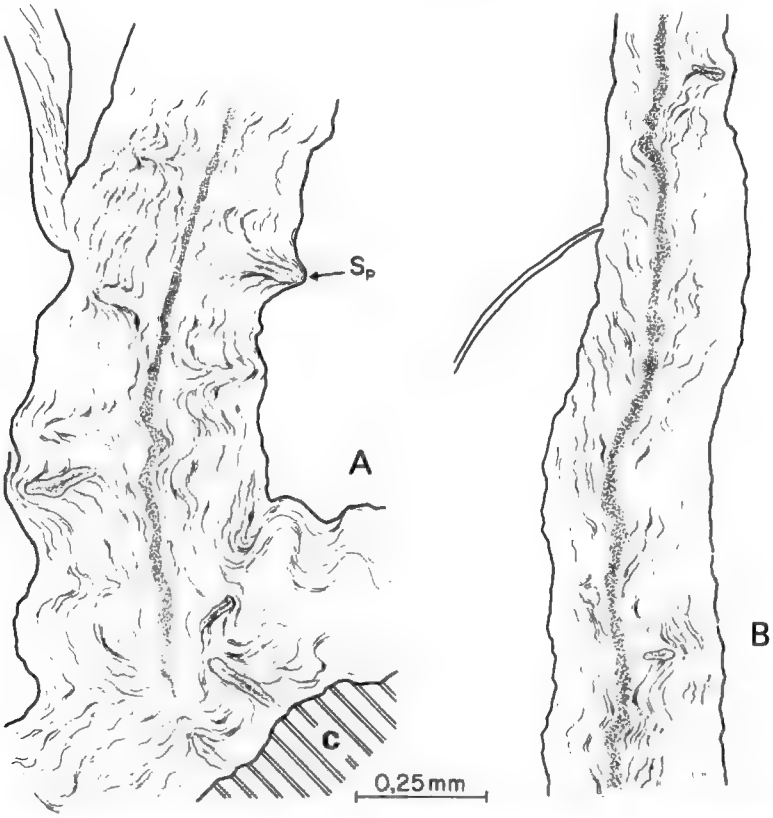


FIG. 6. — *Michelinia convexa* d'Orbigny, 1847, Williamsville N.Y., Onondaga limestone, Edgecliff member, Eifelien inférieur, USNM 113120 : A, coupe longitudinale au contact du Crinoïde support (C) montrant les lamelles parallèles à la lame médiane ; B, coupe longitudinale dans la partie périphérique de la colonie montrant une zone à lamelles obliques.

Une forme à « épithèque » du Namurien du Djebel Berga (coll. CONRAD 478), qui semble assez proche de *M. tenuisepta* malgré une muraille beaucoup plus mince, montre clairement des pores muraux situés sur les faces et sur les arêtes des corallites et la présence de diaphragmes obturateurs. Les planchers complets paraissent absents, ceux en arc-boutant sont localement présents (fig. 7) ; par contre, un spécimen du Tournaisien supérieur (coll. CONRAD 509) montre quelques planchers complets plans ou peu convexes.

Le genre *Holacanthopora* Le Maître, 1954, par sa morphologie externe — colonie fasciculée à « épithèque » — par ses planchers vésiculeux et par sa microstructure — sclé-

renchyme constitué de lamelles parallèles à la ligne noire + épines trabéculaires — est une forme très proche voire synonyme de *Michelinia* dont elle constituerait l'un des représentants les plus anciens (Eifelien inférieur ou peut-être Emsien supérieur). D. E. White (1977, communication personnelle) considère que le genre *Holacanthopora* doit tomber en synonymie avec le genre *Michelinia*, toutefois n'ayant pas eu la possibilité d'examiner les lames originales ni d'effectuer des sections ultraminces dans le matériel-type, les caractères détaillés des éléments microstructuraux ne sont pas suffisamment connus pour nous permettre une opinion définitive.

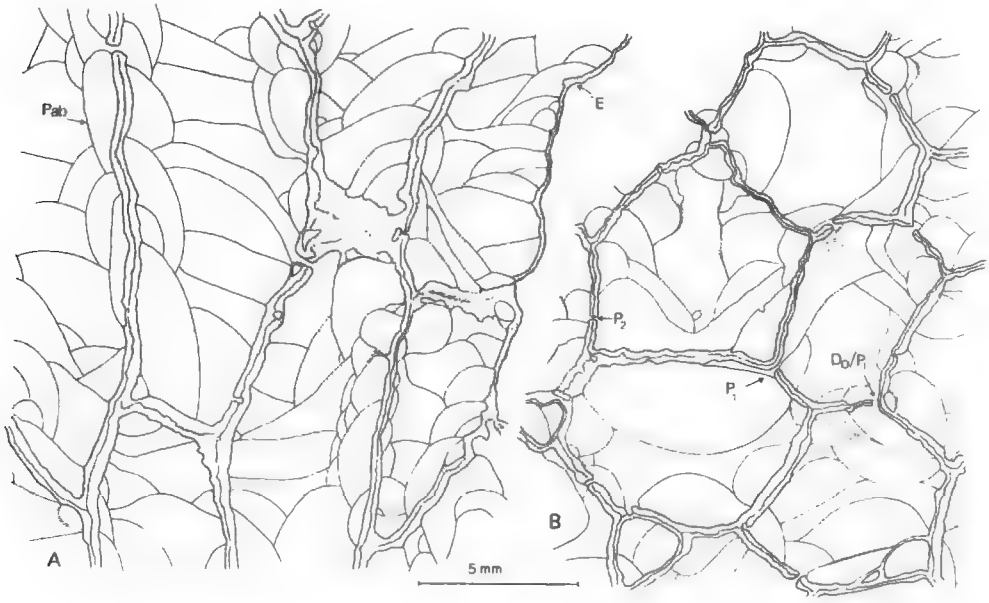


Fig. 7. — *Michelinia* sp., Djebel Berga, Sahara algérien, Formation de Berga, Namurien, coll. Conrad 478 : A, coupe longitudinale (Pab : plancher en arc-boutant ; « E » : épithèque) ; B, coupe transversale (P1 : pore d'angle ; P2 : pore situé sur une face de corallite ; Do/P1 : diaphragme obturateur/pore d'angle).

Le genre *Tabellaephyllum* Stumm, 1948, considéré par cet auteur comme Tétracoralliaire est attribué après révision par Oliver & Sando (1977) au genre *Michelinia*. *Tabellaephyllum peculiaris* Stumm n'est en fait qu'un exemplaire d'une forme carbonifère (*M. expansa*) malencontreusement incluse dans une faune dévonienne.

L'absence de précisions réelles sur la morphologie et sur la microstructure ne permet pas de confirmer l'attribution de cette forme à *Michelinia* s.s. ; pour se faire, une étude détaillée de la nature exacte des éléments constitutifs du sclérenchyme serait nécessaire comme d'ailleurs sera nécessaire l'étude de la microstructure de la muraille de la plupart des espèces décrites sous le nom de *Michelinia*.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE

Le genre est actuellement connu de l'Emsien supérieur ou de l'Eifelien inférieur au Namurien.

Genre **PRAEMICHELINIA** Lafuste & Plusquellec, 1980

Espèce-type : *Beaumontia* ? *guerangeri* Milne-Edwards & Haime, 1851
(Fig. 8-10)

1851 — *Beaumontia* ? ; MILNE-EDWARDS & HAIME, p. 277.
pars 1952 — *Michelinia* de Koninck ; LE MAÎTRE, p. 76.
1976 — Michelinidae indéterminé ; PLUSQUELLEC, p. 209.

DIAGNOSE. — Genre de Micheliniidae à corallites cerioïdes, caractérisé par une muraille lamellaire. Lamelles obliques par rapport à la lame médiane granuleuse, formant un dièdre ouvert dans le sens de la croissance. Épines trabéculaires bien développées ou absentes. Planchers complets, incomplets ou vésiculeux, parfois système en arc-boutant. Pores sur les arêtes et sur les faces de corallites. Bourgeonnement le plus souvent latéral. « Épithèque » paraissant absente chez les formes globuleuses, bien développée chez les formes à croissance en bouquets.

REMARQUES SUR LE GENRE ET SES VARIATIONS

Une étude détaillée sur l'espèce-type de *Preamichelinia* et sur ses variations a fait l'objet d'une récente publication (LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1980) et il ne nous a pas semblé nécessaire de revenir sur la description de *Beaumontia* ? *guerangeri*.

En ce qui concerne l'épithèque, deux groupes morphologiques se différencient dès le Dévonien inférieur et se poursuivent dans le Carbonifère, d'une part celui des formes globuleuses à épithèque absente ou très réduite, d'autre part celui des formes coniques à épithèque largement développée déterminant une zone distale calicifère. Il n'apparaît donc pour un type de microstructure donné — en l'occurrence le type *Praemichelinia* — aucune relation entre la microstructure et la morphologie externe. Cette dernière peut relever soit d'adaptations écologiques, soit du patrimoine génétique.

Un détail structural intéressant à souligner pour la connaissance de *Praemichelinia* est la présence de planchers périphériques en arc-boutant typique. Cet élément architectural, qui n'avait pas été remarqué lors de l'étude de *Praemichelinia guerangeri* et des formes affines (LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1980), se rencontre chez d'autres espèces du genre. Ces structures en arc-boutant existent aussi bien au Dévonien qu'au Carbonifère, à la fois chez des formes à « épithèques » (fig. 31, *P.* sp. TM 241) et chez celles qui en sont dépourvues (fig. 8 et fig. 31, *P.* sp. C 330-331).

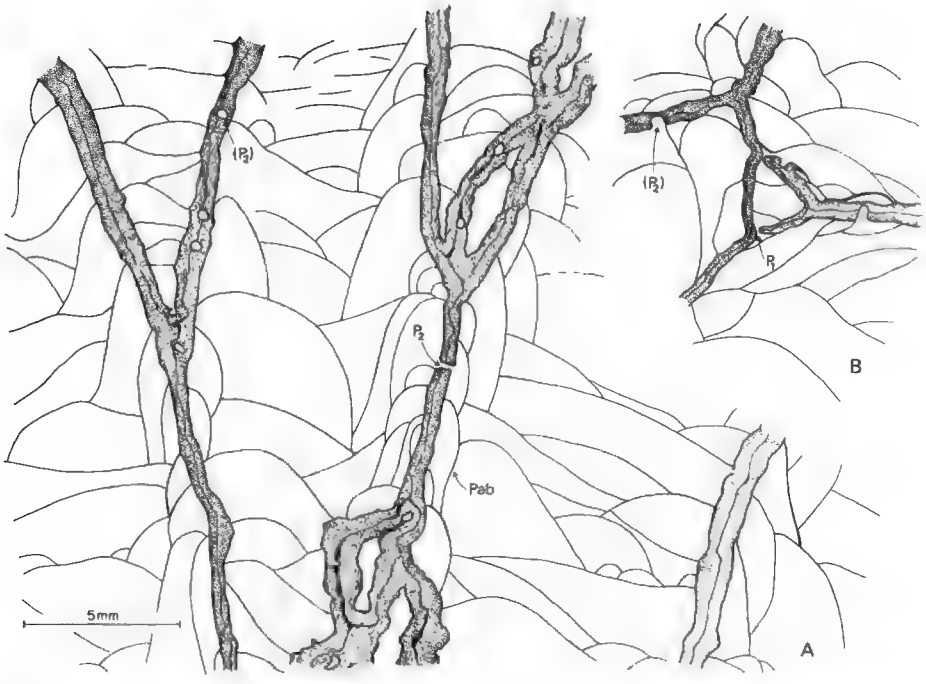


FIG. 8. — *Praemichelinia* sp., Teniet el Aouidja, Algérie, Viséen supérieur (récolte C. PAREYN), lames MNHN 40 : A, coupe longitudinale dans une colonie haute de 8 cm et apparemment dépourvue « d'épithèque » ; remarquer la présence de planchers périphériques en arc-boutant ; B, coupe transversale montrant les deux types de pores muraux.

Dans une région non figurée de la colonie il existe quelques petites épines trabéculaires enchâssées dans la muraille.

MICROSTRUCTURE

Les données précises sur la microstructure ont été exposées et illustrées dans notre étude de 1980 (LAFUSTE & PLUSQUELLEC, p. 143-147, fig. 25-31, pl. 20-21) sur le matériel dévonien à l'occasion de la révision de *Beaumontia* ? *guerangeri* Milne-Edwards & Haime. Le caractère fondamental de la microstructure du genre est la présence, en tout point de la muraille, de lamelles disposées obliquement sur la lame médiane de façon à former un dièdre ouvert en direction des calices (fig. 9A et B).

L'étude de nouveaux spécimens de *Praemichelinia* permet d'apporter les compléments suivants :

— possibilité d'apparition dans les murailles d'une zone périphérique — c'est-à-dire en contact avec le lumen — où les lamelles perdent la divergence typique qu'elles présentent de part et d'autre de la lame médiane ; les figures 10A et B montrent pour deux formes du Carbonifère les détails de cette particularité ;

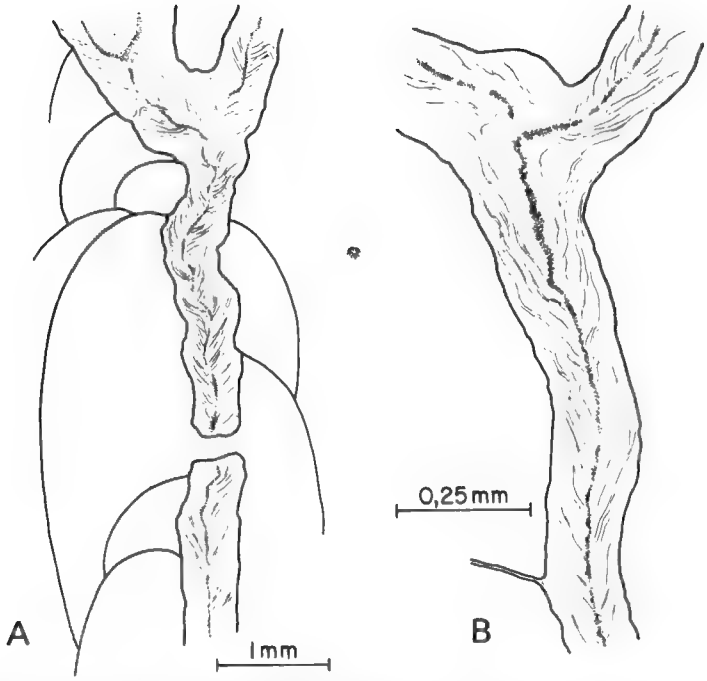


FIG. 9. — *Praemichelinia* sp., aspect de la microstructure à faible grossissement en coupe longitudinale : A, Teniet el Aouidja, même spécimen que celui de la figure 8 ; B, bassin d'Illizi, Sahara algérien, Formation de l'oued Oubarakat, Namurien inférieur, LPB 9873 (coll. M. LEGRAND).

— développement d'une couche de fibres à la partie externe de la muraille, dans les épaississements qui caractérisent les arrêts de croissance (LAFUSTE, 1978, fig. 2 et 3). Il est à noter qu'un tel phénomène, où la sécrétion terminale du sclérenchyme du polypier adopte le type fibreux, paraît, de plus en plus, être une caractéristique des Coraux paléozoïques, tant Tabulés (LAFUSTE, 1983) que Tétracoralliaires (PLUSQUELLEC, 1980).

ESPÈCES DU GENRE — RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

Les formes les plus anciennes se rencontrent au sommet du Gedinnien inférieur en Aragon (Espagne) et très vraisemblablement au même niveau dans le massif Armoricain (*P. guerangeri cryptospinosa*), puis dans le Gedinnien supérieur et le Siegenien (*P. guerangeri guerangeri*).

P. homofavosa, espèce voisine sinon identique à l'espèce-type, semble présenter la même répartition stratigraphique dans les monts d'Ougarta (Algérie). Le genre est attesté ensuite dans le Siegenien supérieur du Maroc, dans l'Emsien supérieur d'Aragon et probablement dans l'Emsien supérieur ou l'Eifelien inférieur des monts d'Ougarta (cf. « *Michelinia* » *convexa* d'Orbigny, 1850 sensu Le Maître, 1952).

Au Carbonifère, le genre est largement représenté du Viséen au Namurien en Afrique du Nord. Ce genre, dont l'identification est basée sur des particularités microscopiques, doit être en réalité plus répandu que ne le laisse supposer la liste ci-dessus. Nous n'en donnerons, comme exemple, qu'un spécimen du Tournaisien d' « URSS » que nous a communiqué I. I. Tchudinova.

Enfin le genre se poursuit avec sa microstructure typique jusqu'au permien supérieur.

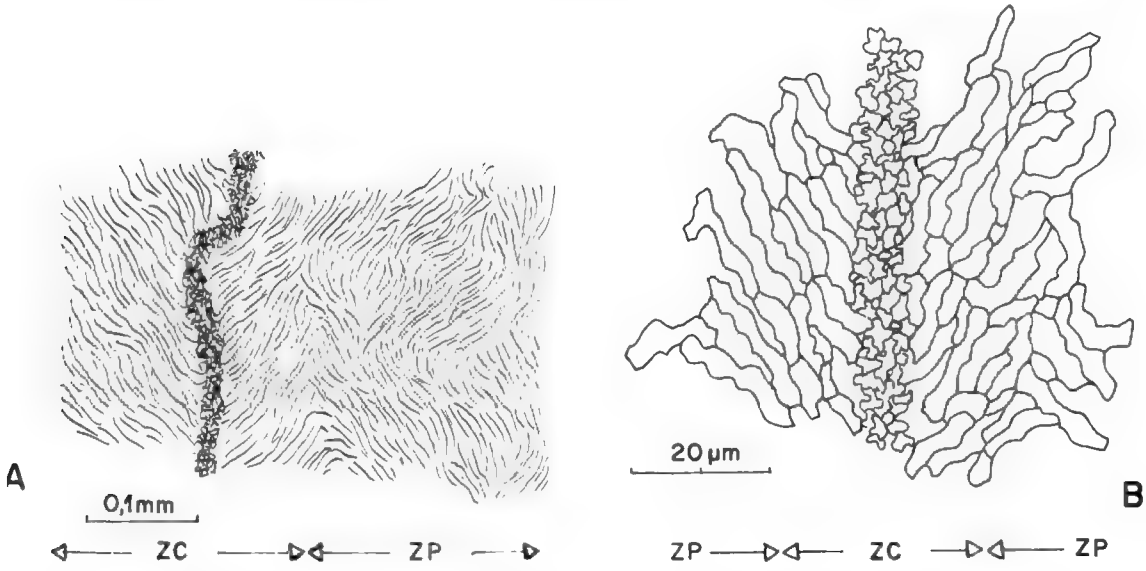


Fig. 10. — *Praemichelinia* sp. : A, même spécimen que celui de la figure 8 ; coupe longitudinale (ZC : zone centrale ; ZP : zone périphérique) ; B, Guettob el Hamra, Sahara central, Namurien supérieur (récolte Y. Lemosquet), LFP C 511 ; coupe longitudinale montrant le changement d'orientation des lamelles.

Genre **TURNACIPORA** nov. gen.

Espèce-type : *Michelinia* (ex *Manon*) *favosa* Goldfuss, 1826
(Fig. 11-17 ; pl. I, 1-2 ; pl. II, 1-2)

pars 1826 — *Manon* Schweig. ; Goldfuss, p. 2.
pars 1841 — *Michelinia* novis ; de Koninck, p. 29.
pars 1872 — *Michelinia* de Koninck ; de Koninck, p. 130.
1852 — *Michelinia* ; Milne-Edwards & Haime, p. 154.
non 1952 — *Michelinia* de Koninck ; Le Maître, p. 76.
pars 1836 — *Calamopora* ; Phillips, p. 200.

Derivatio nominis : de *Turnacum*, nom latin d'origine gauloise de Tournai.

REMARQUES SUR LE TYPE

L'holotype de *M. favosa* est conservé dans la collection de GOLDFUSS, de l'Institüt für Paläontologie der Rhein. Friedr. Wilhelms Universität à Bonn (RFA) et proviendrait, selon GOLDFUSS, de l'Eifel. A ce propos, DE KONINCK (1841 : 31) écrit « Nous doutons que l'échantillon décrit et figuré par M. Goldfuss et que nous avons eu entre les mains provienne, comme il le dit, de l'Eifel. Outre que ce serait l'unique individu de l'espèce qui s'y serait jamais rencontré, il se distinguerait de la plupart de ses congénères par sa composition siliceuse, qui est aussi celle du plus grand nombre des fossiles de Tournay ». On peut donc considérer, avec DE KONINCK, que le type de *M. favosa* provient de Tournai ; c'est d'ailleurs l'indication que porte son étiquette actuelle.

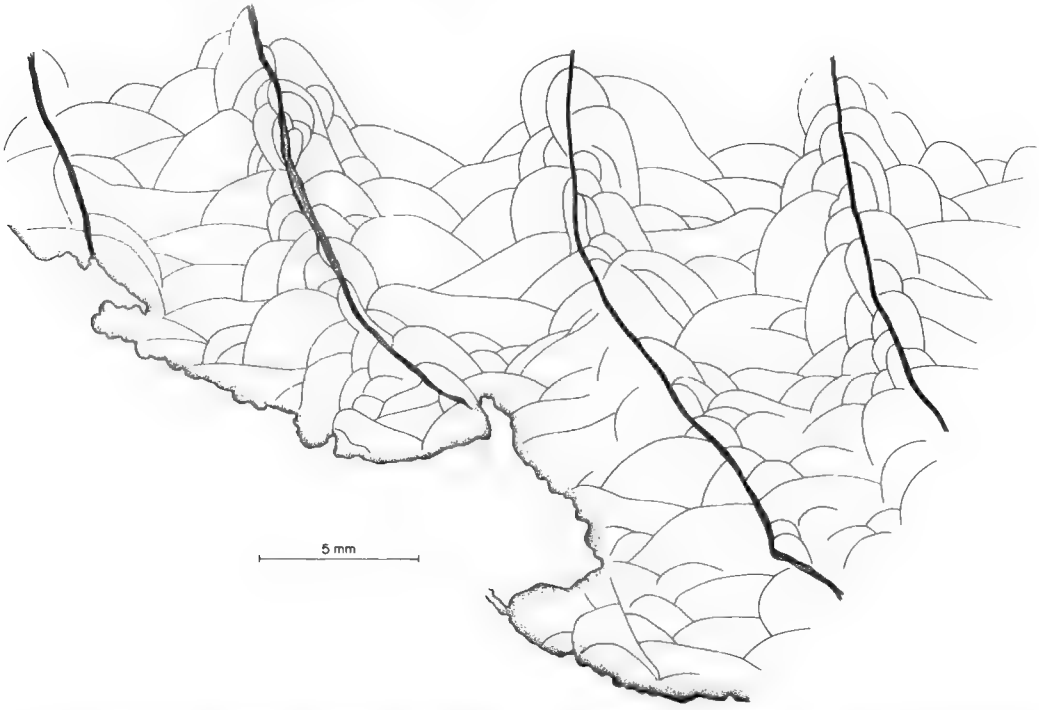


FIG. 11. — *Turnacipora favosa* (Goldfuss, 1826), holotype, localité non précisée, Tournai ?, coll. Geol. Pal. Inst. Univ. Bonn (RFA) n° 14 : coupe longitudinale d'après une section polie pratiquée à la périphérie de la colonie ; remarquer les planchers périphériques en arc-boutant.

Une section longitudinale pratiquée à la périphérie du type (cf. fig. 11) donne des indications suffisamment précises sur la structure interne — en particulier planchers périphériques en arc-boutant — pour que l'on puisse déterminer avec certitude comme *M. favosa* des spécimens de Tournai ou d'autres localités du même niveau et préciser ainsi la structure et la microstructure de cette espèce qui a été choisie comme espèce-type de *Turnacipora*.

Diagnose. — Genre de Michelinimorphe à corallites cerioïdes, caractérisé par une muraille microlamellaire. Épines absentes ? Planchers axiaux incomplets ou vésiculeux, planchers périphériques en arc-boutant souvent bien individualisés. Pores muraux sur les faces et les arêtes des corallites. Croissance latérale des colonies par bourgeonnement basal, multiplication intercorallite très rare. « Épithèque » présente.

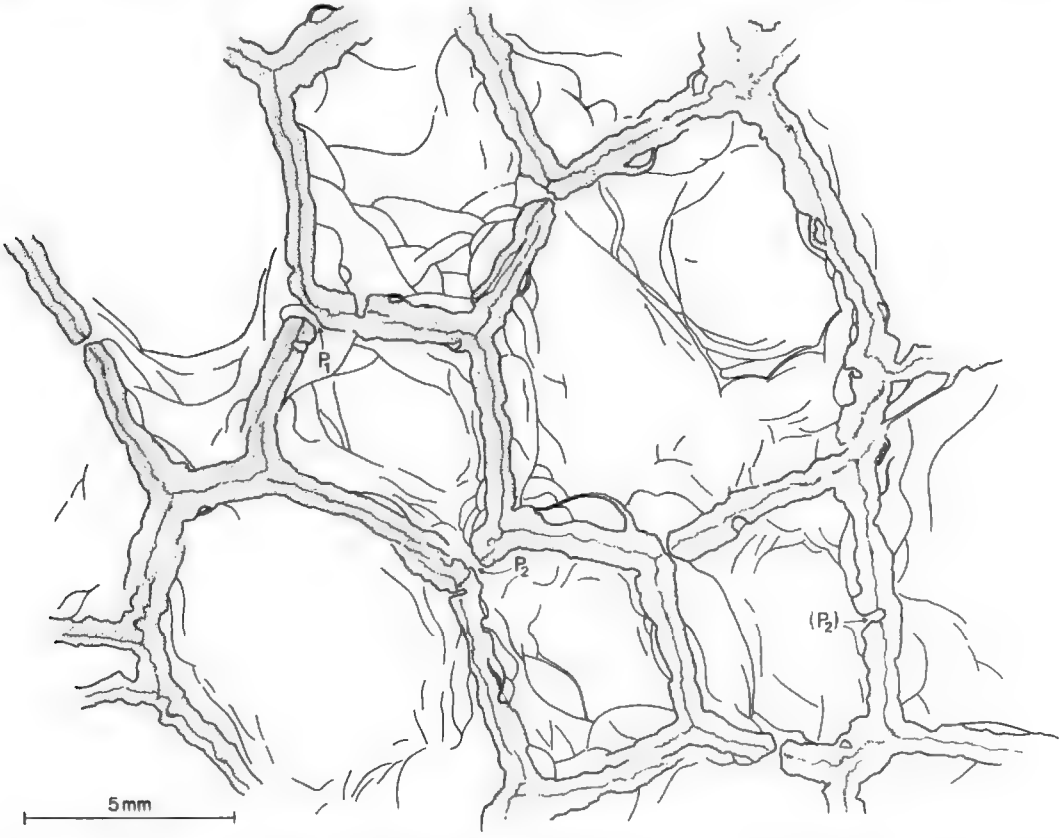


Fig. 12. — *Turnacipora favosa* (Goldfuss, 1826), Ouffet, Pr. de Liège, Belgique ; « Petit granite de l'Ourthe », Tournaisien supérieur (Tn3c) ; lame LPB 4759, collection E. Poty : coupe transversale montrant les deux types de pores muraux ; nombreux planchers brisés.

Description de l'espèce-type

Morphologie externe

Les colonies, le plus souvent aplaties, présentent deux parties nettement délimitées, une face proximale montrant de nombreuses stries et bourrelets de croissance (« épithèque ») avec processus radiciformes de fixation, une face distale où les calices cerioïdes, tous sensiblement de même taille, possèdent des rides septales bien marquées.

Structures internes

La section polie effectuée dans le type et les lames minces pratiquées dans plusieurs spécimens peu ou pas silicifiés de diverses localités permettent de préciser les caractères internes de l'espèce-type.

La muraille est percée de pores situés sur les faces et les arêtes des corallites (fig. 12). Les planchers, tous incomplets et très nettement vésiculeux, se répartissent en deux zones :

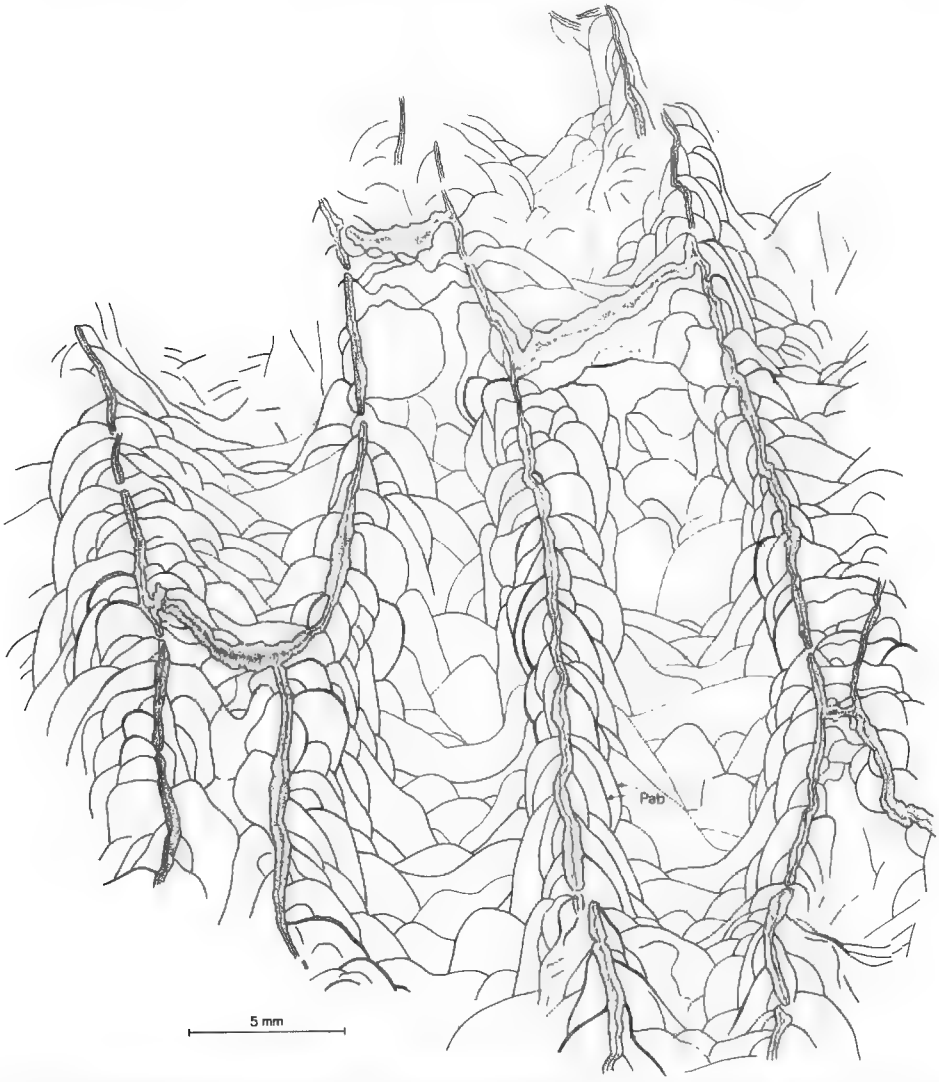


FIG. 13. — *Turnacipora favosa* (Goldfuss, 1826), mêmes références que celles de la figure 12, LPB 4754a : coupe longitudinale montrant très nettement les planchers périphériques en arc-boutant (Pab) et les planchers centraux plus lâches et à « pendage » faible.

une zone périphérique où ils sont très redressés et affectent une disposition en arc-boutant tout à fait caractéristique ; une zone axiale où ils sont plus lâches, plus « horizontaux » et de convexité très variable (fig. 13).

La croissance centrifuge ou latérale des colonies se fait par bourgeonnement basal suivant un mode identique à celui figuré par DUBATOLOV (1969, fig. 8, p. 27). L'adjonction de nouveaux corallites au sein de la colonie par multiplication intercorallite ne se fait que très rarement, ce qui explique la remarquable régularité de la taille et du contour des calices. Une belle figuration de la disposition parallèle des corallites sans intercalation de nouveaux éléments est donnée par MILNE-EDWARDS & HAIME (1852, pl. 44, fig. 2). Ce spécimen (MNHN Z150a) attribué par ces auteurs à *M. tenuisepta* est, en réalité, un *T. favosa* dont la croissance est principalement verticale.

MICROSTRUCTURE DE L'ESPÈCE-TYPE

Comme on l'a vu plus haut, DE KONINCK a déjà signalé que les colonies de *Turnacipora* récoltées à Tournai sont silicifiées : c'est le cas pour tous les échantillons de cette localité dans lesquels nous avons pratiqué des sections ultra-minces. Des spécimens de *T. favosa*, d'une conservation bien meilleure, ont été examinés sous l'angle de la microstructure. Ils proviennent du Tournaisien de Belgique : Houffet Tn3c et la Préale Tn3. Enfin, il est important de préciser que sur une très faible portion non silicifiée d'une lame taillée dans un spécimen de Tournai (lame LFP : C 480), une microstructure parfaitement identique a été observée.

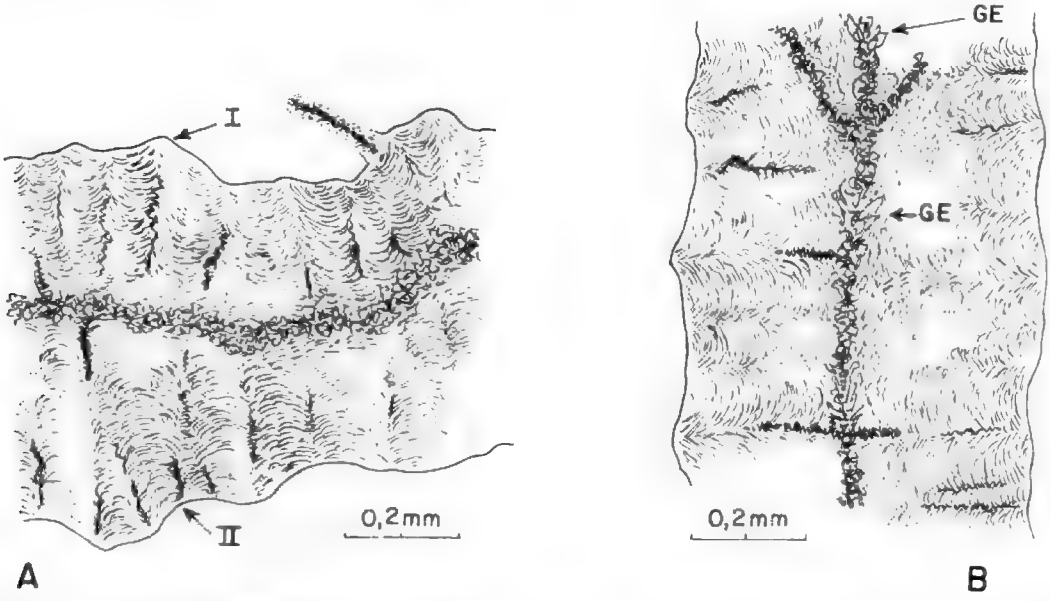


FIG. 14. — *Turnacipora favosa* (Goldfuss, 1826), La Preale, Sprimont, Belgique, Tournaisien supérieur, microstructure de la muraille à faible grossissement ; explication dans le texte : A, coupe transversale (lame C 470) ; B, coupe longitudinale (lame C 471).

Sur les lames minces, la seule différence entre les sections transversales (fig. 14A) et longitudinales (fig. 14B) se localise au niveau de la lame médiane. Parmi les éléments granulaires qui constituent cette dernière, certains manifestent une élongation sensible et sont groupés en bouquets divergeant vers le haut (fig. 14B, GE) ; on conçoit aisément qu'en coupe horizontale, ces volumes allongés ne peuvent en rien être distingués des granules véritables.

Les deux flancs des murailles se révèlent constitués d'éléments très minces, formant des bandes accolées, perpendiculaires à la fois à la lame médiane et au bord intraluminaire ; à l'intérieur de ces bandes, la lamination, très fine, présente une concavité constante, dirigée vers les cavités luminaires, très souvent les contacts entre bandes adjacentes sont soulignés par une ligne sombre plus ou moins onduleuse. Il est important de préciser que ces « lignes de rebroussement », vivement marquées ou peu visibles, correspondent parfois à l'axe des pointements du bord de la muraille (fig. 14A, flèche I) mais sont, en général, indépendantes de ceux-ci (fig. 14A, flèche II).

Les lames ultra-minces montrent que les éléments constitutifs du sclérenchyme de *Turnacipora* sont des cristaux d'une longueur moyenne de 12-15 μm, avec un maximum de 17-18 μm et d'une épaisseur remarquablement régulière, voisine de 4 μm (fig. 15A). Les bords supérieurs et inférieurs des sections de ces volumes présentent un petit nombre de concavités orientées vers la cavité luminaire du corallite.

Les caractères énoncés ci-dessus concordent exactement avec ceux des « microlamelles » connues chez d'autres représentants des Tabulés (Lafuste, 1970) et dont une reconstitution dans l'espace a été donnée pour le genre *Parastriatopora* (Plusquellec & Tchudinova, 1976, fig. 1).

La figure 15B montre la disposition des microlamelles dans une zone de rebroussement où apparaissent des éléments perpendiculaires au plan général de la muraille. Cette microstructure peut se compliquer chez les formes à squelette épaissi par adjonction, à la périphérie des murailles, d'une couche de fibres organisées en bouquets et faiblement divergentes (Lafuste, 1983) (fig. 31 T. sp. JC 860).

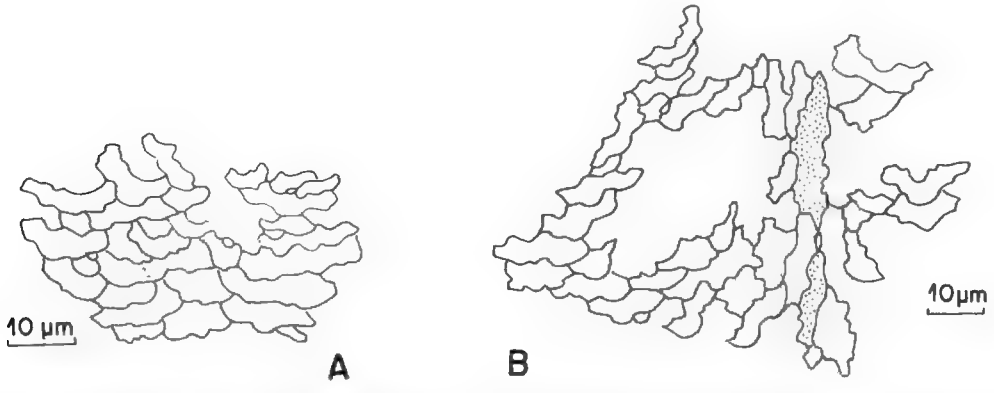


Fig. 15. — *Turnacipora favosa* (Goldfuss, 1826), mêmes références que celles de la figure 14 ; lame C 471 ; coupe longitudinale dans la muraille montrant la morphologie des microlamelles : A, sclérenchyme microlamellaire homogène entre les zones de rebroussement ; B, zone de rebroussement avec en grisé les éléments perpendiculaires à la lame médiane.

Espèces du genre — Répartition stratigraphique et géographique

Outre l'espèce-type qui provient du Tournaisien de Belgique, on doit rapporter à *Turnacipora, Michelinia megastoma* Phillips, 1836. Cette forme discoïde à corallites de grande taille présente, malgré un aspect quelque peu différent, les mêmes caractéristiques morphologiques et structurales que l'espèce-type : face proximale avec stries de croissance, multiplication par bourgeonnement basal, absence ou rareté des corallites intercalaires ; planchers largement vésiculeux avec tendance à la disposition en arc-boutant à la périphérie des corallites (fig. 16). La microstructure est microlamellaire (fig. 17A et B). L'espèce est bien connue en Grande-Bretagne (région de Bristol, Bolland, etc.), dans les Carboniferous Limestone du Viséen inférieur. Elle est également signalée par de Koninck dans le Carbonifère du Schleifsteinberg (pays de la Petschora, URSS).

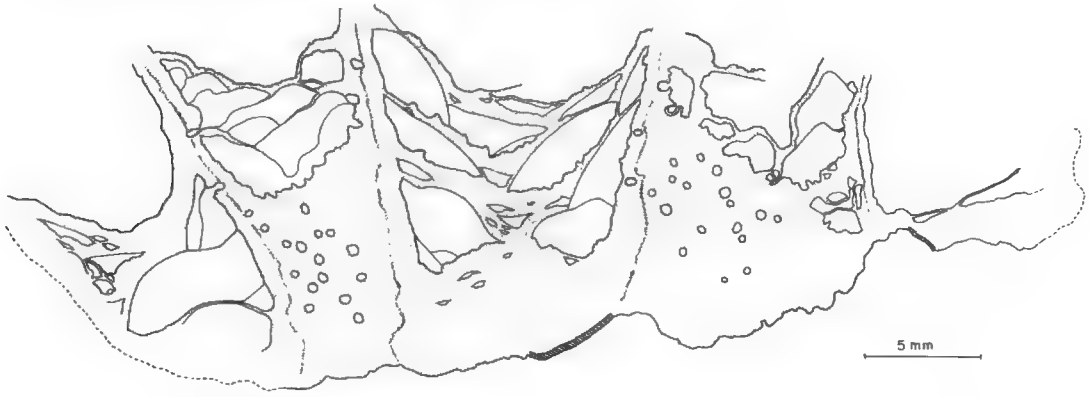


Fig. 16. — *Turnacipora megastoma* (Phillips, 1836), Bristol, G.-B., Carboniferous Limestone, Viséen ; lame LPB 4755a : coupe longitudinale passant par le centre de la colonie ; remarquer la tendance des planchers périphériques à présenter une forme en arc-boutant et les forts épaississements que possèdent certains d'entre eux ; nombreux pores muraux situés sur les faces des corallites ; sur la face proximale, fragments de coquille (en hachure) sur lesquels s'est fixée la colonie.

Michelinia megastoma est citée par Delépine (1930) dans le Viséen de l'est du massif Armoricain (Calcaire de Regneville et Calcaire de Sablé). Ce matériel n'a pu être retrouvé et nous n'avons jamais identifié cette espèce dans le Bassin de Laval ; par contre, le genre a pu être reconnu : il s'agit de fragments de colonies massives à grands corallites, apparemment sans épithèque, récolté dans le Calcaire de Sablé (Bassin de Laval, Tn3c et/ou V1a-b). Le genre est également attesté dans le Viséen inférieur du Sahara central (Lafuste, 1983).

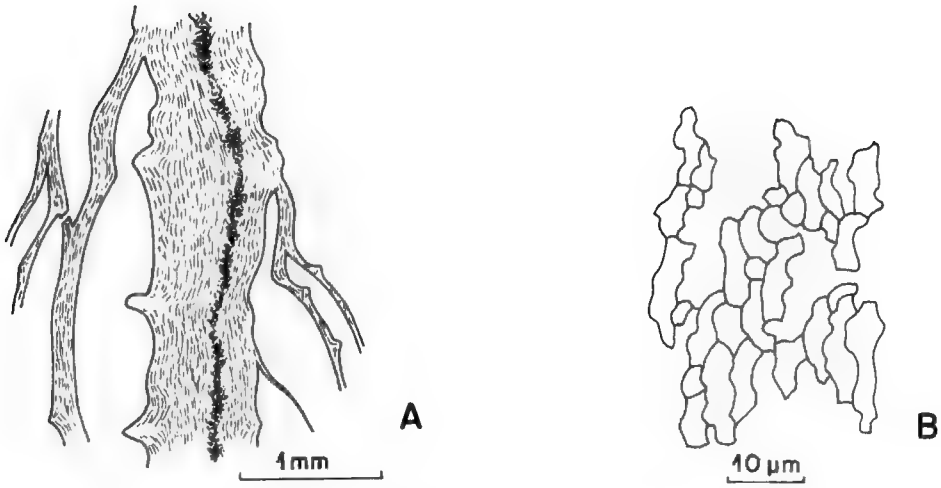


FIG. 17. — *Turnacipora megastoma* (Phillips, 1836), Mendip hills, Somerset, G.-B., Viséen : A, microstructure à faible grossissement, coupe longitudinale ; coll. MILNE-EDWARDS, MNHN Z 149a6 ; B, morphologie des microlamelles ; *idem* Z 150a3.

Genre **BEAUMONTIA** Milne-Edwards & Haime, 1851

Espèce-type : *Columnaria laxa* McCoy, 1849
(Fig. 18-19)

pars 1849 — *Columnaria* (Gold. as here redefined) ; MCCOY, p. 121.
pars 1851 — *Beaumontia* ; MILNE-EDWARDS & HAIME, p. 154 et 276.

CHOIX DE L'ESPÈCE-TYPE

L'espèce-type ou génolectotype a été choisie par LANG, SMITH et THOMAS (1940) et ces auteurs expliquent longuement leur choix page 26. Récemment, HILL (1981 : F561-62, fig. 2a-c) en a donné une figuration. Le matériel original provient du « Carboniferous limestone » du Derbyshire (Viséen ?). Remarquons que *B. venelorum*, d'après la représentation originale, semble appartenir aux Micheliniidae et non au genre *Favosites* ; il s'agit vraisemblablement d'un *Praemichelinia* compte tenu du contexte géologique.

Diagnose. — Genre de Michelinimorphes à corallites longs et flexueux, parallèles entre eux, partiellement jointifs et à muraille microlamellaire. Rides septales nombreuses. Planchers complets rares, le plus souvent incomplets ou vésiculeux. Pores muraux présents au moins sur les faces des corallites. Mode de bourgeonnement non défini. « Épithèque » présente sur les faces libres et arrondies des corallites.

Description sommaire du type

McCoy figura le type de *B. laxa* en 1855 (pl. 3 C, fig. 11) postérieurement à la création de l'espèce (1849), celui-ci est conservé dans la collection de Paléontologie du Sedgwick Museum à Cambridge (G.-B.) sous le n° A 2389 ; des lames ultra-minces ont pu être prélevées grâce à la compréhension de C. L. Forbes.

La morphologie ayant été correctement décrite par McCoy, nous compléterons cette description par l'analyse des coupes longitudinales et transversales (fig. 18A-C). Les corallites sont arrondis dans leur partie libre et présentent des pans de muraille plans quand ils sont en contact avec un corallite adjacent.

D'après nos observations portant sur des photographies de sections polies ou de lames minces, les pores muraux semblent présents à la fois sur les faces et sur les arêtes des corallites.

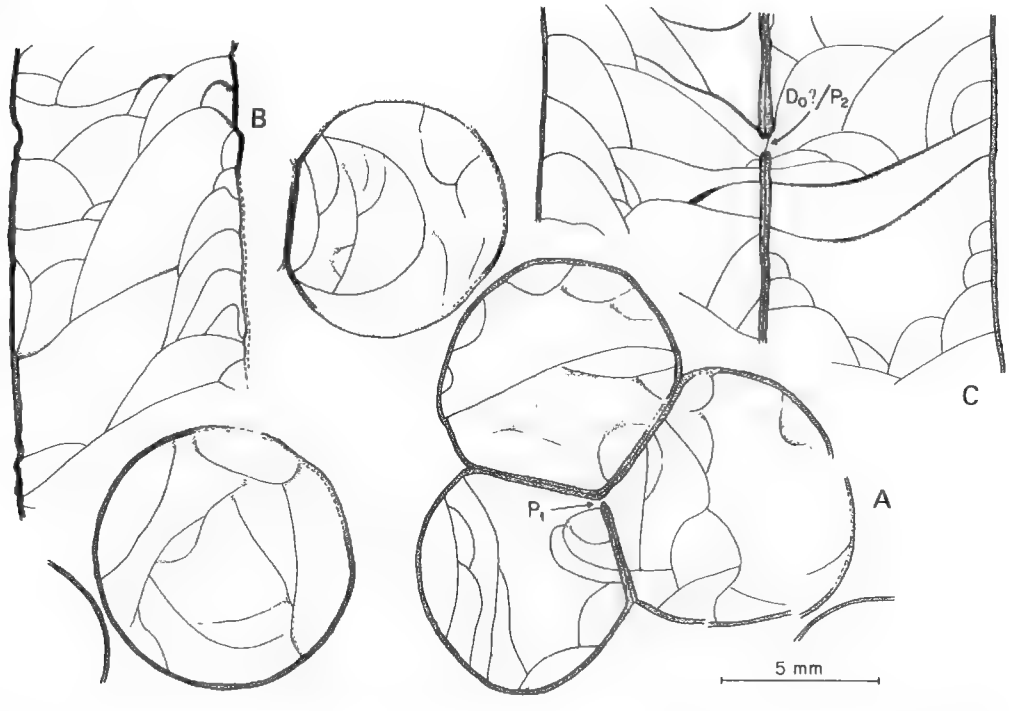


Fig. 18. — *Beaumontia laxa* (McCoy, 1849), holotype, Derbyshire, G.-B., Viséen ? Sedgwick Mus. A2389 : A, coupe transversale ; B et C, coupes longitudinales.

Les planchers complets, rares, sont obliques, convexes ou concaves ; les planchers incomplets sont de convexité et de taille variables et ont souvent tendance à être vésiculeux à la périphérie des corallites. Aucune observation sur le mode de bourgeonnement.

Microstructure du type

A faible grossissement, on observe une lamellation globalement parallèle aux limites du squelette (fig. 19A). De légers pointements du bord intra-luminaire de la muraille sont soulignés par cette disposition ; ils sont très probablement en relation avec les rides septales signalées plus haut. A fort grossissement (fig. 19B), on reconnaît les caractéristiques morphologiques et dimensionnelles des microlamelles typiques.

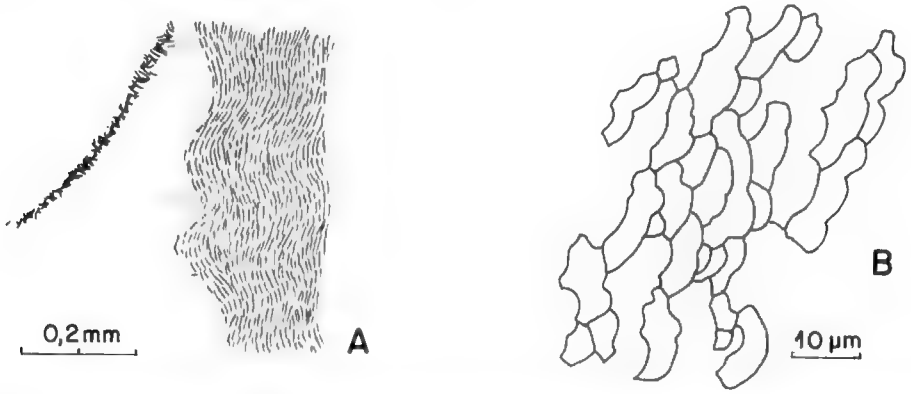


Fig. 19. — *Beaumontia laxa* (McCoy, 1849), mêmes références que celles de la figure 18 ; A, microstructure de la muraille à faible grossissement ; coupe longitudinale (A2389-b1) ; B, morphologie des microlamelles (A2389-d1).

Remarques sur le genre

La plupart, sinon la totalité, des formes décrites initialement ou secondairement sous le nom de *Beaumontia* peuvent être écartées de ce genre. Il s'agit, en effet, de formes cerioïdes telles *B. egertoni* et *B. venelorum* Milne-Edwards & Haime, 1851, *B. senilis* (de Koninck, 1842), *B. sterlitamakiana* et *B. rozdiniana* Stuckenberg, 1895.

On peut donc considérer que le genre *Beaumontia* ne comporte, à l'heure actuelle, qu'une seule espèce, à savoir l'espèce-type.

Genre **RHIZOPORA** de Koninck, 1872

Espèce-type : *Rhizopora tubaria* de Koninck, 1872
(Fig. 20-22 ; pl. I, fig. 4-5)

non ? 1965 — *Beaumontia* Milne-Edwards & Haime, 1851 ; LAFUSTE *in* SEMENOFF-TIAN-CHANSKY et OVTRACHT, p. 730.
pars 1971 — *Michelinia* (*Beaumontia*) ; MILNE-EDWARDS & HAIME, 1851, emend., WHITE, p. 209.
pars 1981 — *Beaumontia* Milne-Edwards & Haime, 1851 ; HILL, F561.

Le type de *Rhizopora tubaria* figuré par DE KONINCK (1872, pl. XI, fig. 5) et provenant du Tournaisien de Tournai (Tn3) est conservé à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, sous le numéro IRSN 293 ; il a été revu par D. WHITE (1971) qui a également examiné une importante collection de cette espèce. Il semble que la totalité du matériel disponible soit silicifiée et le petit lot de spécimens des collections de Paléontologie de l'Université de Lyon que nous avons sectionné est également affecté par une silicification intense qui oblitère toute indication sur la microstructure. La diagnose générique ci-dessous est donc incomplète et les affinités du genre avec les autres michelinioïdes restent inconnues dans une étude basée principalement sur la microstructure.

DIAGNOSE. — Genre michelinioïde à corallum dendroïde faiblement ramifié, constitué de corallites coniques souvent flexueux, à « épithèque » bien développée. Planchers incomplets, convexes, fortement plongeants, disposés en cornet dans la région axiale décentrée du corallite. Rides septales discrètes. Pore au niveau du point de gemmation. Microstructure inconnue.

QUELQUES PRÉCISIONS SUR L'ESPÈCE-TYPE

Dans l'attente de la publication des principaux résultats contenus dans le Ph. D. de D. WHITE (1971), nous donnerons quelques illustrations de la morphologie externe (pl. I, 4) et de la disposition des planchers (fig. 20 et pl. I, 5). En ce qui concerne ces derniers, WHITE considère qu'ils s'organisent en deux séries ; un système périphérique fortement plongeant et un système axial de planchers horizontaux plus grands et plus convexes. D'après nos observations sur quelques coupes et sur des spécimens vidés de leur gangue, il semble que ces planchers horizontaux correspondent en fait à des sections perpendiculaires à la ligne de plus grande pente de planchers à fort plongement. Ils deviennent en effet plus « abondants » (fig. 20B) sur les sections longitudinales tangentielles que sur les coupes axiales et, par ailleurs, à l'examen direct, nous ne les avons pas repérés. On observe, par contre, dans la partie axiale décentrée du corallite de très beaux planchers en cornet ; il ne nous a pas été possible de mettre en évidence de véritables planchers en doigt de gant ou infundibuliformes mais la coupe transversale (fig. 20C) indiquerait qu'ils existent parfois, si toutefois l'interprétation de la section polie est bonne. Pour D. WHITE (1971), le mode de bourgeon-

nement est de type « stereozonal increase » ou « intracircular-mural budding » c'est-à-dire que le bourgeon prend naissance à l'intérieur de la muraille du corallite parent, dispositif qui paraît relativement rare chez les michelinioïdes cerioïdes.

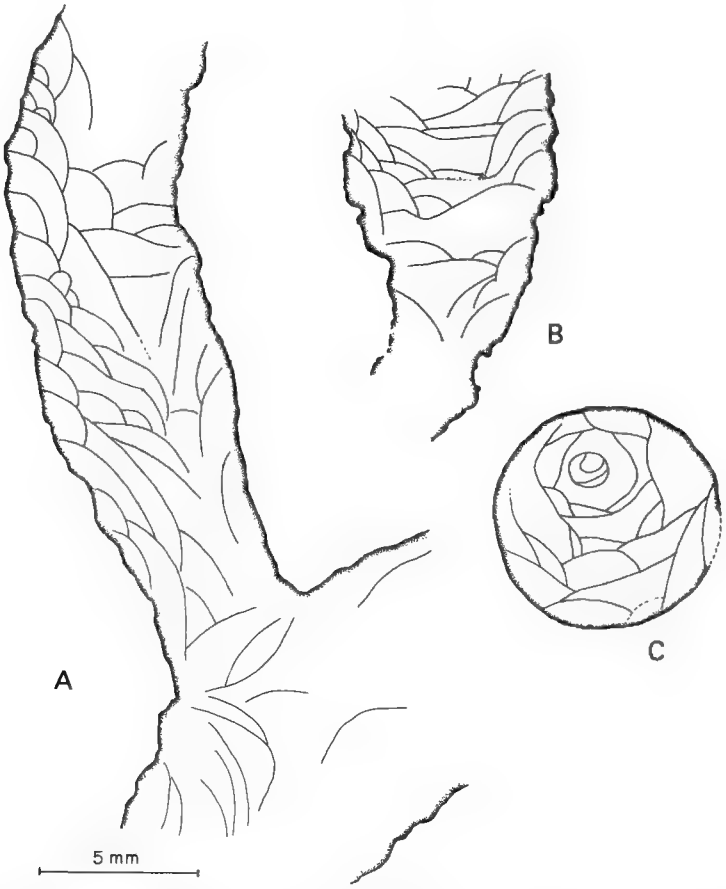


Fig. 20. — *Rhizopora tubaria* de Koninck, 1872, Tournai, Belgique ; Tournaisien ; A-B, coupes longitudinales (EM 15-602) ; C, coupe transversale (EM 15-603).

Espèces du genre — Répartition stratigraphique et géographique

L'espèce-type n'est connue de façon certaine que dans le Tournaisien (Tn3) de la région de Tournai, sa présence étant douteuse en Angleterre (White, 1971 : 219).

Des formes dendroïdes décrites sous le nom de *Michelinia* ou *Pleurodictyum* doivent sans doute être réattribuées au genre *Rhizopora*. Cette position a d'ailleurs été adoptée par White en 1971 pour *M. cladophora* Smith, 1930, du Tournaisien d'Irlande, qu'il considère comme une sous-espèce de *R. tubaria*. *M. gracilis* Smyth, 1920-22, du Viséen inférieur

d'Irlande, *P. subramosum* Easton, 1958, du Mississippien du Mexique (Sonora) et *M. fasciculata* Fomichev, 1931, Tournaisien du Kousnetzk, URSS, pourraient également appartenir à *Rhizopora*, compte tenu de leur morphologie. Notons toutefois que les planchers d'au moins deux de ces dernières espèces ne présentent pas la disposition en cornet bien marquée chez l'espèce-type. Par ailleurs, *M. fasciculata* n'est que partiellement dendroïde.

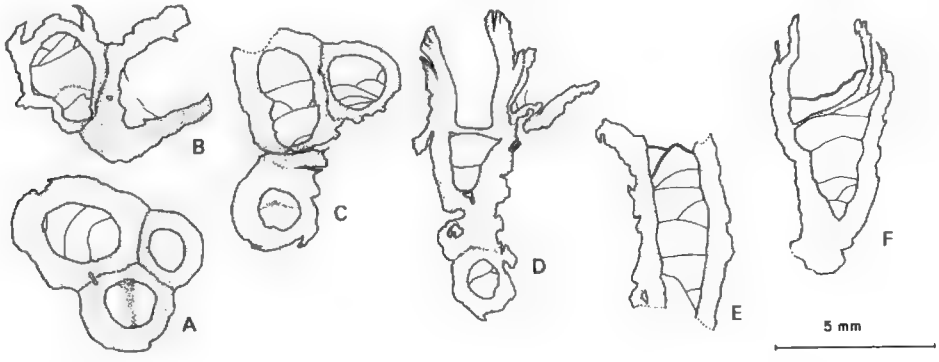


FIG. 21. — Indéterminé (ex *Beaumontia* sp. Lafuste, 1965), Lanet, Corbières, France ; Viséen supérieur ; MNHN : série de coupes transversales (A-C) et longitudinales (D-F).

Des polypiers du Carbonifère des Corbières (fig. 21) ont été étudiés par l'un de nous (LAFUSTE *in* SEMENOFF-TIAN-CHANSKY et OVTRACHT, 1965) et rapportés, à l'époque, du fait de leur tendance phaceloïde à dendroïde, au genre *Beaumontia*. Leur microstructure de type lamellaire (fig. 22) ne permet évidemment pas actuellement de les maintenir dans cette unité de constitution microlamellaire. Les Tabulés des Corbières présentent une certaine affinité morphologique avec *Rhizopora* mais leur taille nettement inférieure, l'épaississement très fort de leur muraille et surtout la prédominance des planchers complets et horizontaux sur les planchers incomplets et peu inclinés sont des caractères qui ne permettent pas en définitive d'attribuer ce matériel au genre *Rhizopora* tel qu'il se trouve défini par les espèces ou sous-espèces *tubaria* et *cladopora* ; il nous a semblé néanmoins intéressant de signaler l'existence de l'habitus phaceloïde-dendroïde chez une forme d'affinités michelinioïdes à squelette lamellaire, mais la création éventuelle d'une unité générique nouvelle ne nous paraît pas souhaitable tant que les caractéristiques microstructurales de *Rhizopora* resteront inconnues.

Genre **CRENULIPORA** Le Maître, 1956

Espèce-type : *Crenulipora difformis* Le Maître, 1956

Ce genre, par la possession de planchers irrégulièrement vésiculeux et la présence de pores muraux sur les faces et les arêtes de la muraille, présente des caractères michelinioïdes. Nous avons pu examiner des lames minces classiques effectuées dans un spécimen de

l'espèce-type de la collection D. Le Maître. La microstructure est mal conservée ou les lames trop épaisses ; toutefois sur les coupes longitudinales, on distinguerait une vague microstructure faite d'éléments perpendiculaires à la ligne noire. Il peut s'agir de fibres ou d'empilements de microlamelles.

Les affinités de ce genre dévonien restent donc problématiques en l'absence de lames nouvelles de bonne qualité.

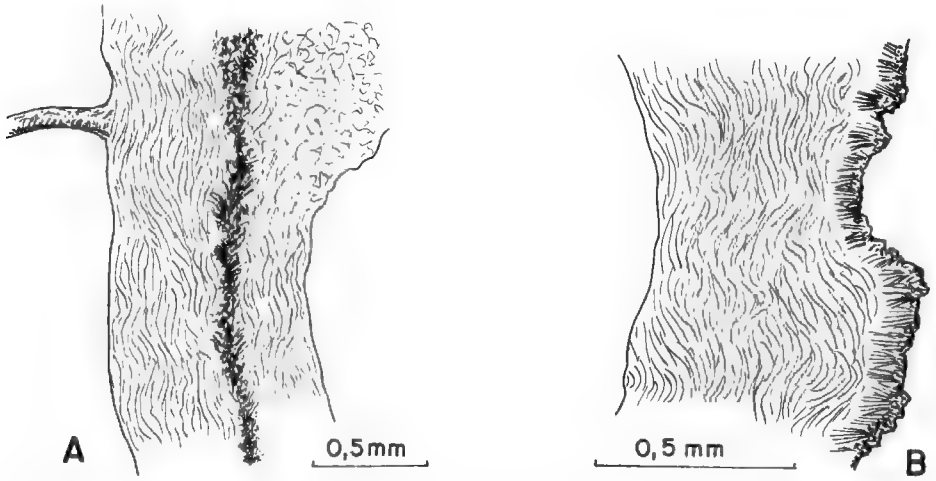


Fig. 22. — Mêmes références que celles de la figure 21. Aspect de la microstructure à faible grossissement : A, coupe longitudinale, au niveau de deux corallites jointifs (lame C 361) ; B, coupe transversale dans la muraille d'un corallite libre (lame C 362).

Micheliniidae du Permien

Nous n'avons pu étudier aucun type des genres et sous-genres voisins de *Michelinia* créés par les auteurs ayant traité des Tabulés du Permien, c'est-à-dire *Protomichelinia* Yabe & Hayasaka, 1915, *Michelinopora* Yabe & Hayasaka, 1915, et *Cystomichelinia* Lin, 1962. Par ailleurs, les matériaux de cette période dont nous avons disposé (prêts d'Institution et de géologues de terrain) sont très généralement des colonies incomplètes ou même des fragments de volume réduit dont la position stratigaphique n'est pas toujours connue avec une grande précision.

Nous nous sommes donc limités à des rappels sommaires sur les genres permiens et à des observations ponctuelles portant sur la structure et la microstructure de quelques spécimens ou de certaines espèces.

Ces observations nous permettront toutefois de mettre en évidence certaines tendances évolutives des Micheliniidae à la fin du Paléozoïque.

Genre **PROTOMICHELINIA** Yabe & Hayasaka, 1915

Espèce-type : *Michelinia* (*Protomichelinia*) *microstoma* Yabe & Hayasaka, 1915

Remarques sur l'espèce-type

Lang, Smith et Thomas (1940) ont désigné le génolectotype. Nous n'avons pas revu le type de *P. microstoma* mais seulement le topotype conservé dans les collections du British Museum (spécimen R 23726) et déterminé par Yabe. Les résultats relatifs à la microstructure de cette espèce mal connue doivent donc être utilisés avec réserves, tant que l'holotype ne sera pas révisé.

Microstructure du topotype R 23726

A condition que ce topotype appartienne bien à l'espèce *microstoma*, la nature fibreuse de sa muraille ne permet pas de considérer *Protomichelinia* comme un sous-genre de *Michelinia* mais plutôt comme un genre de michelinioïde indépendant, dont les relations phylogénétiques avec les genres à lamelles restent à préciser.

Espèces du genre — Répartition stratigraphique et géographique

Outre l'espèce-type qui proviendrait du Permien (« The Permian age of this Coral seems highly probable, if not quite sure » — Y. & H., p. 62, 1915) de la province de Hupei (Chine), plusieurs espèces sont attribuées au genre à savoir : *P. submicrostoma* Lin, 1962, *P. sinensis* Lin, 1962, Permien inférieur du Sseu-tch'ouan (Chine), *P. guizhouensis* Lin, 1962, *P. elegans* Lin, 1962, *P. xinchengensis* Lin, 1963, *P. crassitheca* Zhao & Chen, 1963, et *P. simplex* Zhao & Chen, 1963, du Permien inférieur de Chine.

Genre **MICHELINOPORA** Yabe & Hayasaka, 1915

Espèce-type : *Michelinia* (*Michelinopora*) *multitabulata* Yabe & Hayasaka, 1915

A la suite de Yabe et Hayasaka (1915 : 58-59), les spécialistes des Tabulés du Permien ont attribué à *Protomichelinia* ou *Michelinopora* des formes possédant un système de planchers nettement moins vésiculeux que celui des *Michelinia* du Carbonifère.

Ces deux genres sont généralement considérés comme synonymes, le critère de distinction, basé à l'origine sur la morphologie de l'appareil septal, n'apparaissant pas déterminant (Minato, 1955 : 182).

Aucune donnée microstructurale sur l'espèce-type du genre n'est disponible. Pour les formes étudiées ultérieurement, les connaissances dans ce domaine sont inexistantes ou très vagues ; ainsi TCHUDINOVA (1965 : 154-155) signale pour les espèces *allata* et *globosa* une « microstructure radiale-fibreuse » mais n'en fournit aucune figuration.

La méconnaissance de la microstructure du genre *Michelinopora* ne nous permet pas de prendre position quant à ses relations avec *Protomichelinia* ni avec les formes dévoniennes ou carbonifères de Micheliniidae et Michelinimorphes.

Genre **CYSTOMICHELINIA** Lin, 1962

Espèce-type : *Michelinia multicystosa* Yoh *in* Yoh & Huang, 1932

REMARQUES SUR L'ESPÈCE-TYPE

Nous n'avons pas pu revoir l'espèce-type de ce genre, mais quelle qu'en soit la microstructure, et à condition qu'elle soit homogène, le manchon vésiculeux bien différencié, plaqué sur la paroi des corallites, en justifie la création.

ESPÈCES DU GENRE — RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

Toutes les espèces sont originellement décrites dans le Permien inférieur de Chine : *C. marginocystosa* Huang *in* Yoh & Huang, 1932, *C. laibinensis* Lin, 1963, *C. sichuanensis* Lin, 1932, et *C. ynsfuensis* Lin, 1963.

Une seule d'entre elles, *C. marginocystosa*, est signalée par GRÄF (1964) dans le Permien moyen ou supérieur de l'Elburz (Iran) et pour cet auteur les Chihsia limestone = Feilaifeng lmst. seraient du Permien moyen précoce.

Genre **PRAEMICHELINIA** Lafuste & Plusquellec, 1980

(Fig. 23-26, pl. IV, 1-2)

Le genre *Praemichelinia*, bien documenté dans le Dévonien et le Carbonifère (cf. ci-dessous), persiste dans le Permien, la microstructure murale caractéristique de ce genre a, en effet, été reconnue chez deux formes, il s'agit de *P. indica* (Waagen & Wentzel, 1886) et d'un spécimen laissé en nomenclature ouverte.

Praemichelinia indica avec ses corallites de grande taille et ses planchers largement vésiculeux et épineux (fig. 23) garde un « cachet » dévono-carbonifère qui explique son attribution originelle et son maintien dans le genre *Michelinia*, postérieurement à la création des genres permiens *Protomichelinia* et *Michelinopora*.

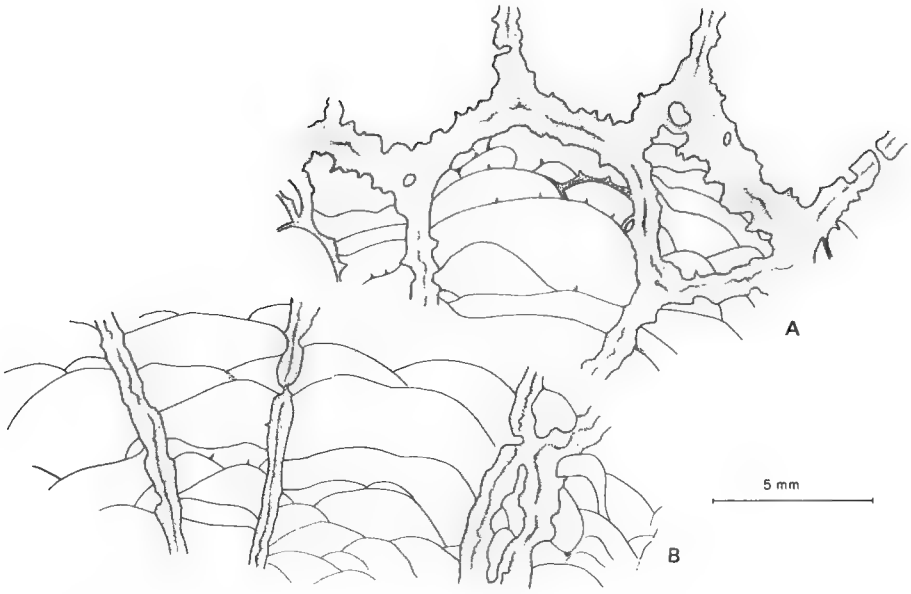


FIG. 23. — *Praemichelinia indica* (Waagen & Wentzel, 1886), holotype, Virgal, Pakistan ; Upper Virgal Beds, Permien supérieur ; GSI 3896 : A, coupe transversale ; B, coupe longitudinale.

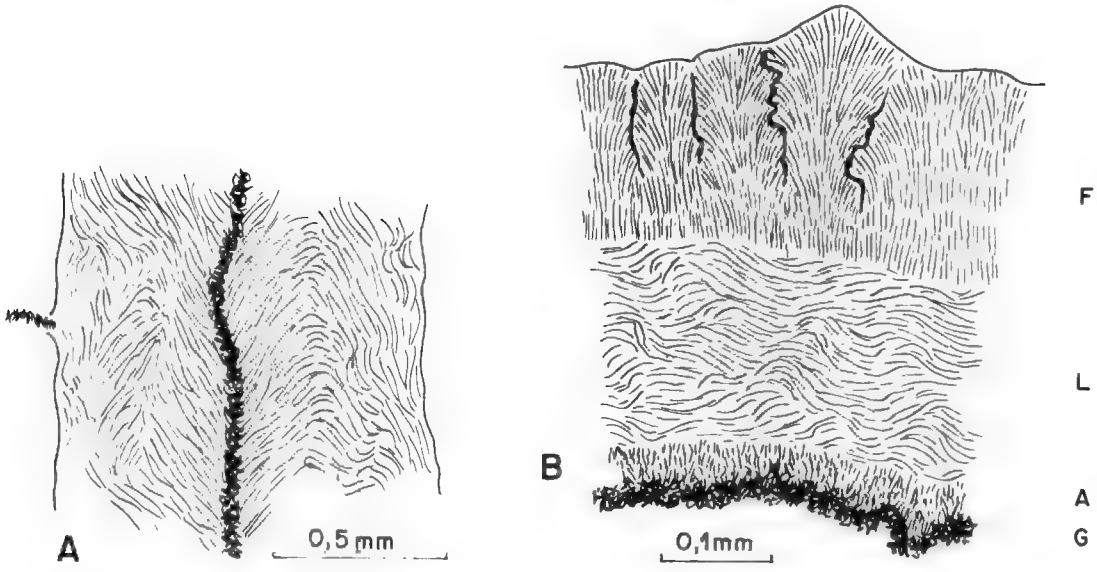


FIG. 24. — Mêmes références que celles de la figure 23. Aspect de la microstructure à faibles grossissements : A, coupe longitudinale ; explication dans le texte ; B, coupe transversale montrant la couche fibreuse latérale en faisceaux plus ou moins individualisés.

Les sections ultra-minces taillées dans les murailles montrent une lame médiane granulaire flanquée de deux zones de lamelles onduleuses ; d'abord divergentes vers le haut, ces dernières présentent ensuite une orientation inverse (pl. IV, 1-2) ; enfin, la sécrétion du sclérenchyme peut se terminer par une couche de fibres parfois disposées en faisceaux adjacents (fig. 24).

Le spécimen non attribué spécifiquement est un fragment de colonie de taille relativement modeste. Ses planchers fréquemment complets et peu convexes en font un représentant du type habituel des « *Michelinia* » rencontrés au Permien (fig. 25). La microstructure de la muraille, dépourvue de complication secondaire, comporte les seuls éléments fondamentaux décrits chez l'espèce-type du genre *Praemichelinia*, à savoir lame médiane granulaire et lamelles divergentes (fig. 26).

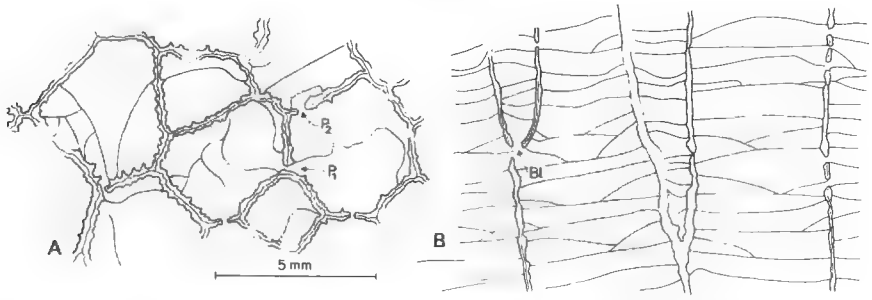


Fig. 25. — *Praemichelinia* sp., Bulola, Indou Kouch, Afghanistan ; « Permien à Fusulines », Permien supérieur ? MNHN 40029 : A, coupe transversale ; B, coupe longitudinale.

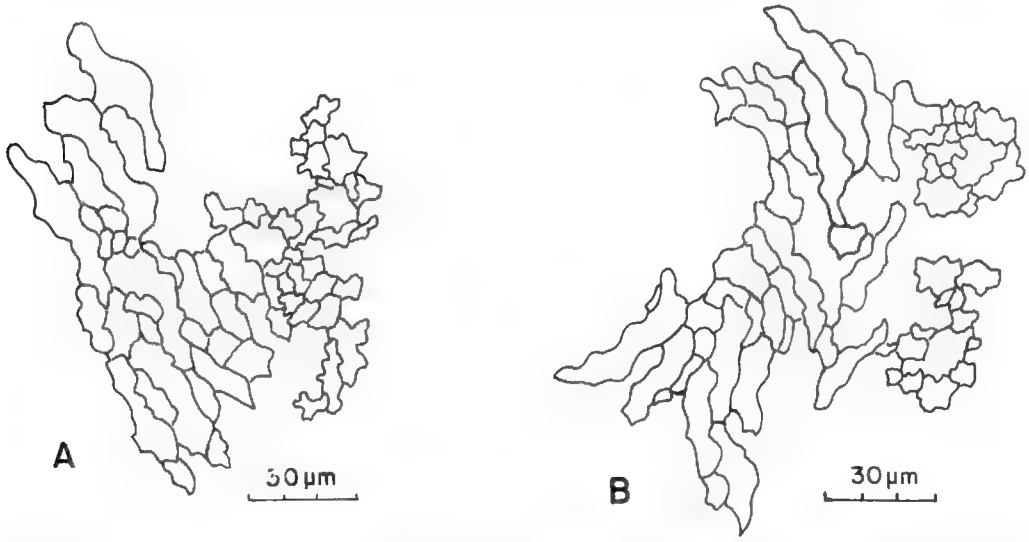


Fig. 26. — Mêmes références que celles de la figure 25. Aspects de la microstructure en lames LFP : A, coupe longitudinale montrant les lamelles obliques sur la ligne médiane granuleuse (lame P 241) ; B, coupe transversale (P 243).

Compte tenu de l'état d'incertitude touchant la taxonomie générique des « *Michelinia* » du Permien, il ne saurait être question pour l'instant d'envisager la création d'un genre ou d'un sous-genre pour de telles formes primitives par leur microstructure mais évoluées par les caractères de leur tabularium.

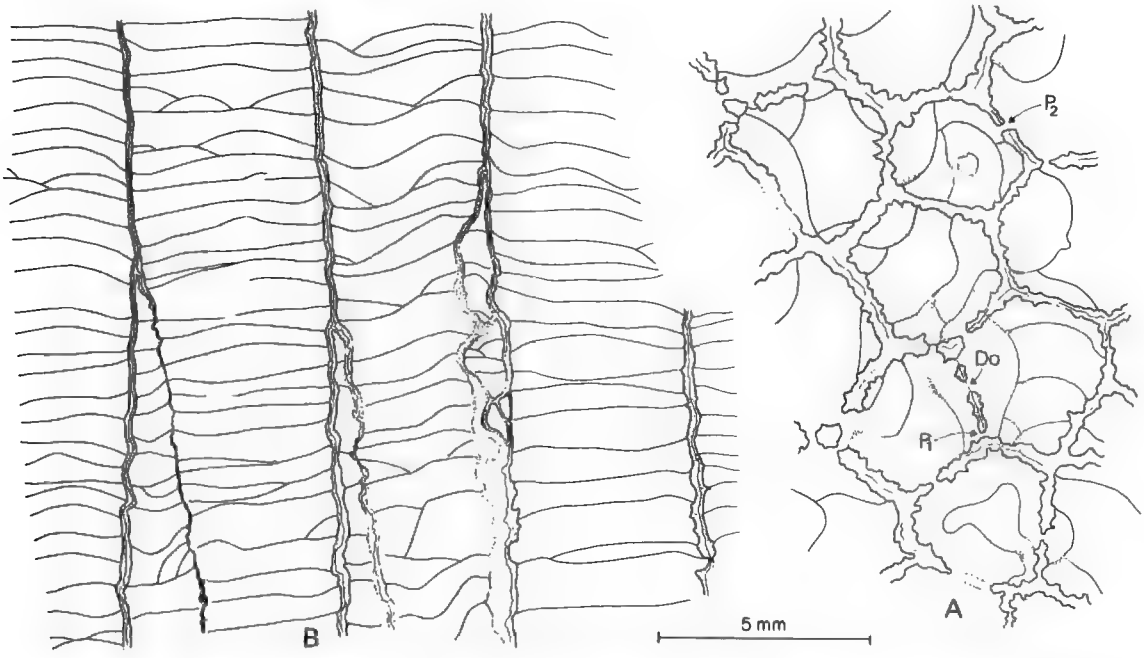


FIG. 27. — Cf. *Praemichelinia* sp., Tezak, Afghanistan ; Permien (Artinskien probable) ; MNHN 40030 : A, coupe transversale ; la mauvaise lisibilité de la lame a nécessité l'observation en lumière transmise et/ou réfléchie, la « ligne noire » n'est visible que par place mais il n'y a pas de raison de la supposer discontinue ; noter la muraille très épineuse ; B, coupe longitudinale ; la morphologie précise de la muraille (épines en particulier) n'est visible que dans le coin inférieur droit de la lame.

Cf. *Praemichelinia* Lafuste & Plusquellec, 1980

(Fig. 27-28)

Le spécimen étudié, très partiel, ne donne aucun renseignement sur sa morphologie externe. Les coupes transversales et longitudinales montrent la présence de pores muraux sur les faces et les arêtes des corallites ; la muraille est fortement épineuse. Les planchers relativement denses sont souvent complets et plus ou moins horizontaux ; il s'y ajoute quelques planchers incomplets généralement peu obliques et convexes. Le mode de bourgeonnement n'a pas été observé (fig. 27).

Remarquons que dans une systématique purement morphologique, ce polypier, par la disposition de son tabularium, ne manquerait pas d'être attribué aux genres *Michelinopora*

ou *Protomichelinia*, toutefois ses caractéristiques microstructurales en font une forme voisine de *Praemichelinia*.

Si la constitution des flancs de sa muraille (fig. 28) justifie bien ce rapprochement, la nature de la lame médiane ne permet pas de le considérer comme entièrement identique à *Praemichelinia*. Chez ce dernier genre, la « ligne noire » est formée de granules, tandis que chez la forme du Permien, elle est constituée par des fibres divergentes. Ces fibres apparaissent en bouquets successifs sur les coupes longitudinales mais elles ne sont pas organisées en trabécules (fig. 28).

Cette microstructure particulière permettrait à elle seule la création d'un genre, n'était la modicité du matériel disponible jointe une fois de plus aux problèmes de la définition des genres permiens.

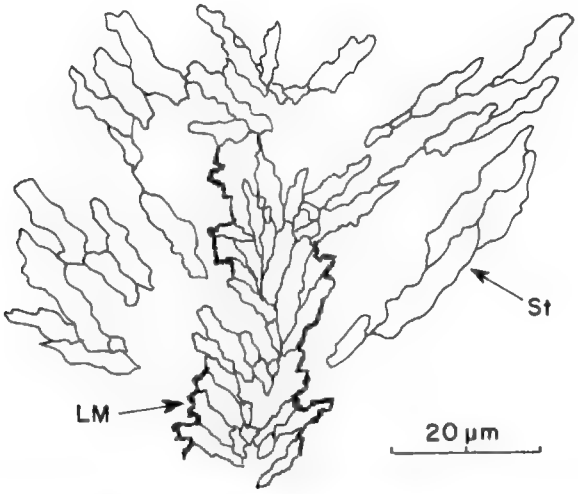


FIG. 28. — Mêmes références que celles de la figure 27. Aspect de la microstructure en lames LFP, lame P 131 : coupe longitudinale (LM : lame médiane fibreuse ; St : stéréozone lamellaire).

N. gen. ?

(Fig. 29-30 ; pl. IV, 3)

Un fragment de colonie du Permien supérieur attribuable morpho-structuralement au groupe *Protomichelinia* — *Michelinopora* (fig. 29) s'est révélé original par la nature entièrement fibreuse de sa muraille.

La lame médiane est constituée de bouquets de fibres dont la divergence globale vers la surface du corallum apparaît clairement en coupe longitudinale (fig. 30A). En coupe transversale (fig. 30B) l'aspect « granulaire » continu de cette lame indique l'absence de toute trabécularisation.

Le sclérenchyme latéral est formé lui aussi de bouquets de fibres (fig. 30A) dont la discontinuité avec ceux de la lame médiane peut être difficile à discerner.

La connaissance imparfaite de la constitution microstructurale de la muraille de *Protomichelinia*, basée uniquement sur l'examen de coupes anciennes et taillées de plus dans un topotype, ne permet pas d'attribuer le polypier décrit ci-dessus à ce genre. En effet, si la nature fibreuse de la muraille du topotype est très probable, les caractéristiques de sa lame médiane restent indéterminées.

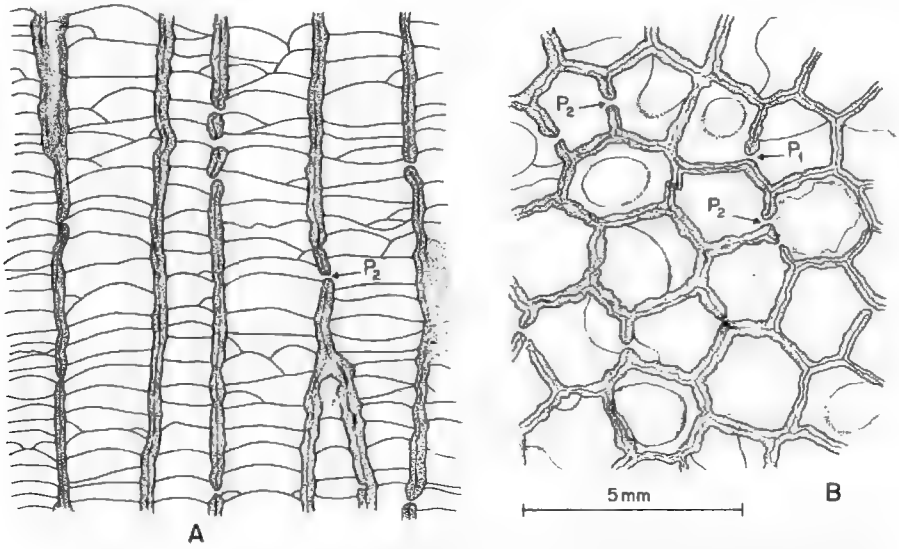


FIG. 29. — N. gen. ? Col d'Al-e-Sarig, province de Ghazni, Afghanistan ; Permien supérieur ; MNHN 40031 : A, coupe transversale, B, coupe longitudinale.

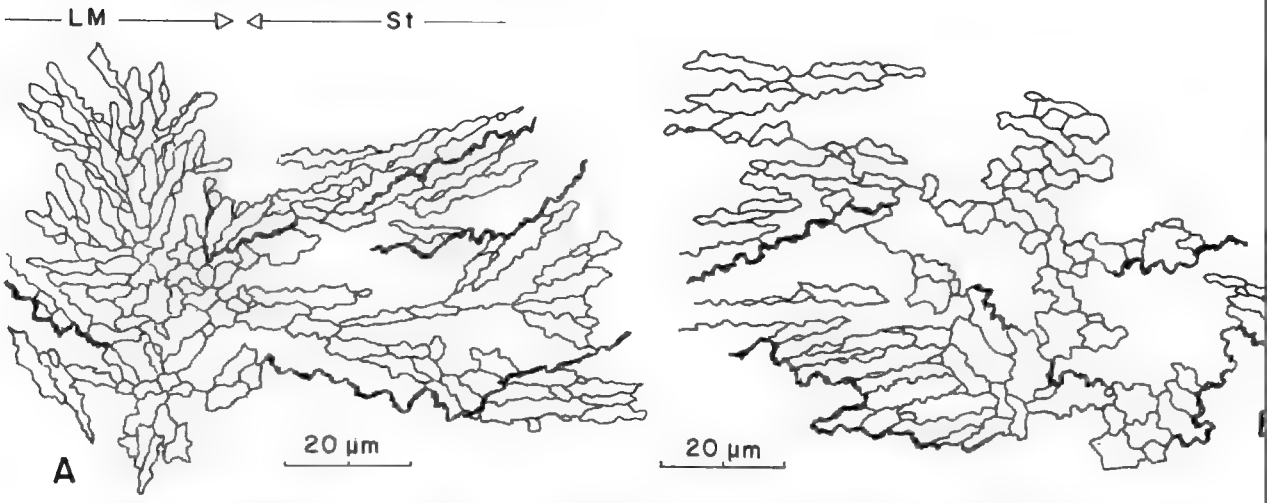


FIG. 30. — Mêmes références que celles de la figure 29. Aspect de la microstructure en lame LFP : A, coupe longitudinale (LM : lame médiane fibreuse, St : stéréozone fibreuse ; lame P 113) ; B, coupe transversale (lame P 111).

II. RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE DES MICHELINIIDAE ET DES MICHELINIMORPHES

L'examen de la répartition stratigraphique (fig. 31) des formes de Micheliniidae et Michelinimorphes étudiés dans les chapitres précédents permet les remarques suivantes.

Les Micheliniidae les plus anciens appartiennent au genre *Praemichelinia* et apparaissent dès le sommet du Gedinnien inférieur pour se poursuivre sans discontinuité notable jusqu'à l'Eifelien inférieur.

Le genre *Praemichelinia* réapparaît ensuite au Tournaisien puis du Viséen supérieur au Namurien, nous ne le connaissons pas dans le Pennsylvanien, par contre il est à nouveau bien représenté au Permien supérieur.

Les genres que nous appelons provisoirement cf. *Praemichelinia* et n. gen. ? sont restreints au Permien ; le premier est connu dans l'Artinskien (?), le second dans le Permien supérieur.

Le genre *Michelinia* (y compris *Holacanthopora* considéré comme synonyme) ne nous est connu qu'à partir de l'Emsien supérieur ? ou de l'Eifelien inférieur ; il est également représenté dans le Givetien inférieur. Il ne réapparaît qu'au Viséen inférieur et ne semble pas dépasser le Serpukhovien (zone H).

Les genres à muraille microlamellaire, *Turnacipora* et *Beaumontia*, sont limités au Carbonifère inférieur ; le premier n'est actuellement connu que du Tournaisien supérieur (Tn3c) au Viséen inférieur, tandis que le second serait d'âge viséen.

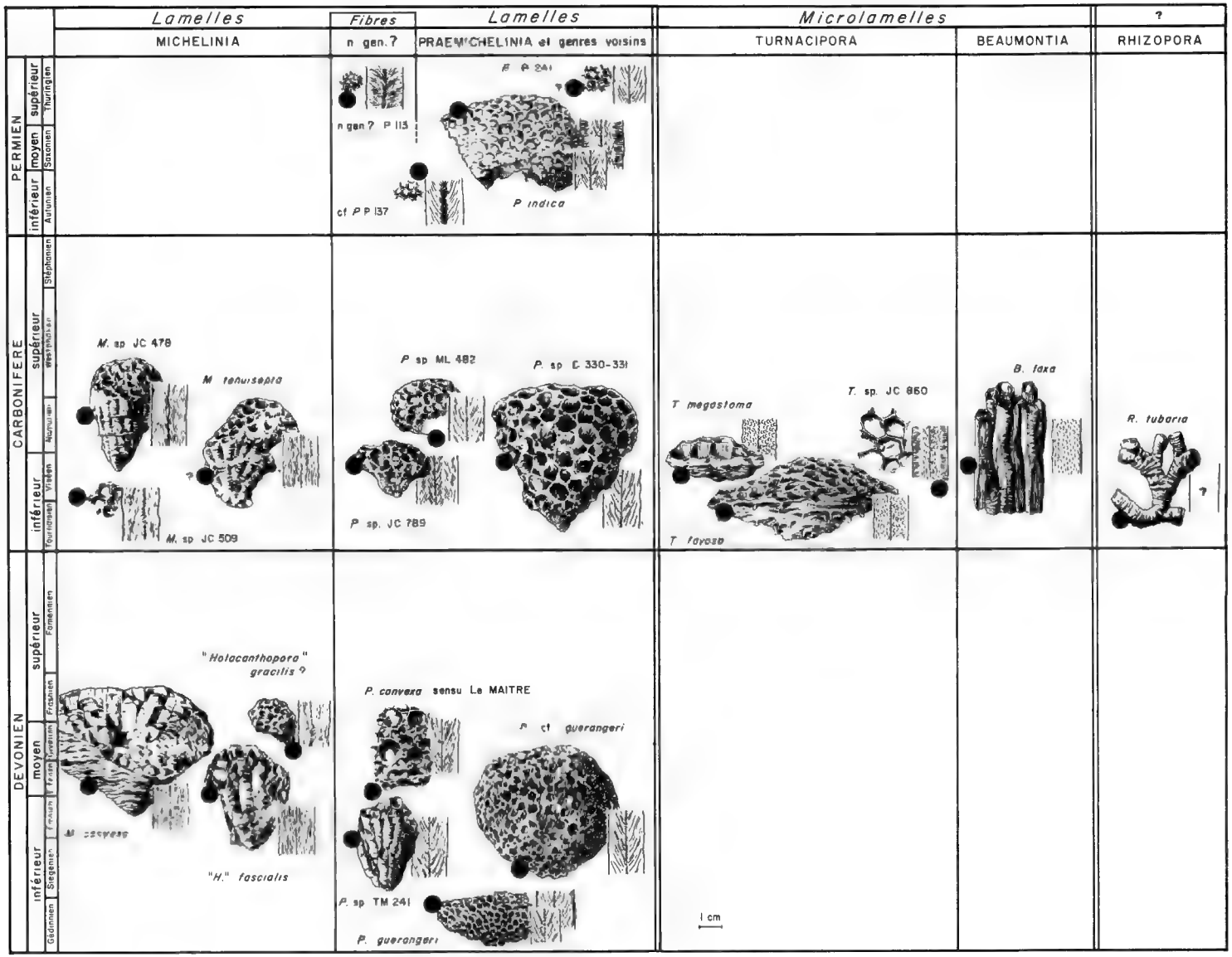
Rhizopora dont la microstructure n'est pas déterminée est localisé dans le Tournaisien supérieur.

Cette répartition stratigraphique discontinue, nécessairement artificielle, pourrait être complétée par l'étude des formes citées dans le Givetien, le Frasnien et le Famennien de la partie asiatique de l'URSS (Dubatolov et Spassky, 1967 : 508) et par la révision des espèces du Pennsylvanien dont une dizaine environ sont décrites en Amérique du Nord et sur la plate-forme russe.

L'absence ou la rareté des informations concernant le Givetien-Frasnien-Famennien et le Carbonifère supérieur n'est pas due aux seuls aléas des récoltes et des prêts de matériel, il souligne clairement l'existence de deux grandes crises dans le développement des Micheliniidae-Michelinimorphes.

La première débute dans le Givetien, se poursuit pendant tout le Dévonien supérieur et persiste jusqu'au Tournaisien inférieur. La deuxième crise se situe au Pennsylvanien, elle correspond à l'extinction probable des *Michelinia* s.s. et de *Turnacipora* ainsi qu'à celle des formes dendroïdes et phacelloïdes. Seuls les *Praemichelinia* et les genres dérivés atteignent le Permien où le groupe prend à nouveau une importance certaine.

A côté de ces périodes critiques, on assiste à trois périodes de diversification et d'expansion du groupe. La première à l'Emsien supérieur-Eifelien inférieur, la seconde au Tournaisien supérieur-Viséen où les espèces sont nombreuses et où apparaissent les genres microlamellaires et les formes dendroïdes, la troisième au Permien qui se caractérise par l'apparition de formes entièrement fibreuses.


Lamelles
Fibres
Lamelles
Microlamelles
?
MICHELINIA
n gen. ?
PRAEMICHELINIA et genres voisins
TURNACIPORA
BEAUMONTIA
RHIZOPORA
PERMIEN
supérieur
Thuringien
moyen
Saxonien
inférieur
Autunien
n gen ? P 113
cf P P 137
P P 241
P indica
CARBONIFERE
supérieur
Stéphanien
Westphalien
Namurien
inférieur
Viséen
Tournaisien
M. sp JC 478
M tenuisepta
M. sp JC 509
P sp ML 482
P. sp C 330-331
P sp. JC 789
T megastoma
T. sp. JC 860
T favosa
B. faxa
R. tubaria
DEVONIEN
supérieur
Famennien
Frasnien
moyen
Givetien
inférieur
Siegenien
Gédinnien
"Holacanthopora" gracilis ?
"H." fascialis
P. convexa sensu Le MAITRE
P cf guerangeri
P. sp TM 241
P. guerangeri
1 cm

III. ÉVOLUTION DES MICHELINIIDAE ET MICHELINIMORPHES

L'étude conjointe des caractères morphologiques, structuraux et microstructuraux chez les Tabulés « michelinioïdes » permet de tester la valeur taxonomique de ces caractères et de proposer un schéma évolutif des Micheliniidae et des Michelinimorphes.

Les planchers en arc-boutant

Certaines formes de « *Michelinia* » présentent des planchers qui s'organisent en deux séries (Pickett, 1966 ; White, 1971) : une série périphérique de planchers convexes fortement plongeant (parfois même en forme de bulle plaquée sur la muraille) dits planchers en « arc-boutant » et une série axiale de planchers faiblement convexes plus ou moins horizontaux.

Cette disposition apparaît dès le Dévonien inférieur. Les types de *Praemichelinia homofavosa* (Le Maître) et un spécimen de *P. guerangeri guerangeri* (M. E. & H.) en donnent des exemples démonstratifs (Lafuste & Plusquellec, 1980, fig. 41 et 48-49). Ces deux spécimens et plus particulièrement ceux de D. Le Maître montrent que cette structure peut être associée à l'épaississement de la muraille ou à des difficultés de croissance liées à la position du corallite dans la colonie (cf. partie proximale et périphérique de colonies sans épithèque).

Au Carbonifère, la disposition des planchers en deux séries devient plus commune. On peut citer parmi les plus beaux exemples *Turnacipora favosa* du Tournaisien supérieur de Belgique (fig. 13), « *Michelinia* » *porifera* Pickett du Carbonifère inférieur d'Australie, « *Michelinia* » cf. *favosa* du Viséen de Kansu, Chine (Yü, 1933), « *Michelinia* » *expansa*

Fig. 31. — Repartition stratigraphique des principaux genres de Micheliniidae et Michelinimorphes ; origine et statut des spécimens figurés ; le point noir indique le position stratigraphique de chaque spécimen ; toutes les colonies sont représentées à la même échelle.

Michelinia convexa d'Orbigny, « type » de Milne-Edwards & Haime, « Dévonien des Etats-Unis ». — « *Holacanthopora* » *fascialis* Le Maître, type, Erg Djemel, Algerie, Eifélien inférieur. — « *H.* » *gracilis* Le Maître ?, Zemmour, Mauritanie, Givetien inférieur. — *M.* sp., JC 509, Djebel Berga, Algérie, Tournaisien supérieur — *M. tenuisepta* (Phillips), type, Bolland, G.-B., Viséen. — *M.* sp., JC 478, Djebel Berga, Algérie, Namurien. — *Praemichelinia guerangeri* (Milne-Edwards & Haime), LPB 4260, la Fraternité en Roscanvel, France, Gédinnien supérieur. — *P.* cf. *guerangeri*, LPB 11948, Aragon, Espagne, d2cβ, Siegenien inférieur — *P.* sp., Maïder (Maroc), TM 241, Siegenien supérieur. — *P. convexa* (d'Orbigny *sensu* Le Maître), mont d'Ougarta, Km 30, Algérie, Eifelien inférieur. — *P.* sp., C 330-331, Temet el Aouidja, Algérie, Viseen supérieur. — *P.* sp., JC 789, Ahnet, Algérie, Viseen supérieur. — *P.* sp., ML 482, LPB 9873, bassin d'Illizi, Algérie, Namurien inférieur. — CT. *Praemichelinia* sp., P 137, Tezak, Afghanistan, Permien inférieur. — *P. indica* (Waagen & Wentzel), type, Virgal, Inde, Permien moyen. — *P.* sp., P 241, Bulola, Afghanistan, Permien supérieur ? — N. gen. ?, P 113, col d'Al-e-Sarig, province de Ghazni, Afghanistan, Permien supérieur. — *Turnacipora favosa* (Goldfuss), Mountain Limestone, G.-B., Tournaisien. — *T. megastoma* (Phillips), LPB 4755, Bristol, Viséen. — *T.* sp., JC 860, oued Temertasset, Sahara, Algérie, Viséen inférieur. — *Beaumontia laxa* (McCoy), type, Derbyshire, G.-B., Viséen. — *Rhizopora tubaria* de Koninck, Tournai, Belgique, Tournaisien.

White du Mississippien inférieur du Missouri et « *Michelinia* » *spinulosa* Tchudinova du Tournaisien du Kazakhstan qui montre un développement paroxysmal des planchers en arc-boutant.

D'autres espèces montrent la présence plus ou moins sporadique des planchers en arc-boutant, *Michelinia* sp. du Namurien du Sahara central (fig. 7) et *Praemichelinia* sp. du Sud Oranais (fig. 8).

Au Permien, à côté de formes à planchers très peu convexes et en majorité complets, le Djulfien d'Arménie a fourni plusieurs espèces qui sont des Michelinimorphes bien typiques, « *Michelinia* » *parva*, « *M.* » *vaga* et « *M.* » *nana* Tchudinova, avec présence plus ou moins constante de planchers en arc-boutant tout à fait comparables à ceux des formes du Carbonifère. Se développe, par ailleurs, au Permien inférieur, un ensemble d'espèces regroupées dans le genre *Cystomichelinia*, caractérisées par la présence constante d'un manchon périphérique de planchers dont la morphologie est plus proche des vésicules que des arcs-boutants.

Il ne semble pas y avoir de relation entre la présence ou l'absence des planchers en arc-boutant et le développement de l'épithèque. Chez *T. favosa*, ces planchers sont très constants tandis que chez *M. convexa*, ils n'ont pas été reconnus. Ce type de planchers ne semble pas lié non plus à l'absence d'épithèque puisque l'on en connaît de tout à fait typiques (bien que localisés en certains points du squelette) chez les formes apparemment sans épithèque (*P.* sp., fig. 8 et 31).

Il apparaît donc que les planchers en arc-boutant, qui sont présents du Gedinnien au Permien tout à fait supérieur, aussi bien chez les genres *Praemichelinia*, *Michelinia*, *Turnacipora* que chez les formes possédant ou non une épithèque, ne constituent pas un caractère évolutif. Ils peuvent être interprétés soit comme une structure plus ou moins liée aux conditions de milieu ou à certaines difficultés de la croissance des coraux, soit comme un caractère propre à certaines espèces. Le caractère « planchers en arc-boutant » ne peut donc être pris en considération dans les diagnoses génériques comme critère distinctif.

L'ÉPITHÈQUE

Deux groupes de formes se distinguent assez nettement chez les Michelinimorphes, les formes à épithèques bien développées et les formes qui en sont dépourvues ou chez qui elle est extrêmement réduite (voir par exemple *P.* cf. *guerangeri*, fig. 31). Cette dualité morphologique se rencontre chez les *Michelinia* : citons d'une part *M. tenuisepta* et d'autre part *M. meekana* ; elle est très bien documentée chez les *Praemichelinia* ; elle n'a, par contre, pas été mise en évidence chez *Turnacipora*. Les quelques exemplaires que nous rapportons à ce genre sont pourvus d'une belle épithèque (*T. favosa*) ou sont incomplets. On ne peut donc actuellement se faire une opinion sur les relations microstructure lamellaire-épithèque, par contre, les *Michelinia* et *Praemichelinia* montrent les deux types morphologiques et cela très précocement chez les deux genres.

Le caractère « épithèque » n'est, en définitive, ni l'apanage d'un genre, ni celui d'une période de temps donnée et ne joue apparemment aucun rôle dans l'établissement des grandes lignes de l'évolution des Tabulés michelinioides.

LA MICROSTRUCTURE

Les données microstructurales font apparaître deux groupes chez les « *Michelinia* » : un premier ensemble constitué par les formes à microstructure lamellaire, qui contient les genres *Praemichelinia, Michelinia* (et *Holacanthopora*) ; un second, microlamellaire, qui comporte les genres *Turnacipora* et *Beaumontia*. Il apparaît, de plus, au Permien des formes à muraille fibreuse représentées par le n. gen. ? de la présente note.

Formes lamellaires

Durant le Dévonien, les formes à microstructure lamellaire sont seules représentées ; elles appartiennent aux genres *Praemichelinia, Michelinia* et « *Holacanthopora* ». Le genre *Praemichelinia* correspond à un taxon remarquablement stable, du Dévonien inférieur au Permien supérieur, à partir duquel vont se différencier, probablement à l'Emsien supérieur, le genre *Michelinia* et au Permien les « genres provisoires » cf. *Praemichelinia* et n. gen. ?

Au Dévonien, en effet, la présence chez certaines espèces de *Michelinia* de zones à lamelles obliques divergentes distalement, remplaçant localement la disposition à lamelles parallèles à la ligne noire, montre que les *Michelinia* et *Praemichelinia* sont très voisins. L'apparition tardive du genre *Michelinia* par rapport au genre *Praemichelinia* indique — si la répartition stratigraphique proposée, basée sur un matériel qui nous paraît suffisant, est bonne — que c'est le genre *Michelinia* qui est issu du tronc *Praemichelinia*.

Dans cette hypothèse, la microstructure de type *Praemichelinia* observée en certains points du squelette chez *Michelinia* s.s. constituerait une récurrence du caractère ancestral, les lamelles parallèles représentant le caractère évolué.

Le Carbonifère supérieur voit, dans l'état actuel des connaissances, la disparition du genre *Michelinia* s.s.

Au Permien, le « genre provisoire » cf. *Praemichelinia*, encore très proche de *Praemichelinia* dont il est à l'évidence issu, montre une modification de la ligne noire qui, de granuleuse, devient fibreuse.

Toutefois, on connaît dans le Famennien supérieur [1] une forme parfaitement michelinioïde possédant une lame médiane déjà typiquement fibreuse et qui constitue un cas unique dans l'ensemble des faunes dévono-carbonifères. Le problème posé par ce spécimen ne réside pas tant dans l'apparition précoce de cette « fibrisation » que dans les caractéristiques du sclérenchyme. Celui-ci, tout à fait atypique, est constitué par de petits éléments, inassimilables aux microlamelles, parmi lesquels sont dispersés quelques plages de type lamellaire.

Ce Tabulé apparaît fort évolué par la nature de sa lame médiane, mais il demeure inclassable pour l'instant dans les groupes connus et ne peut donc être regardé comme un ancêtre des formes permiennes à lame médiane fibreuse.

1. Formation de Gortun ; mont Tezghar, Arménie méridionale, Caucase ; une colonie complète (don de P. COPPER, Laurentian Univ.) ; LPB 11947.

Formes microlamellaires

Ces formes, localisées dans le Carbonifère inférieur, sont représentées par les genres *Turnacipora* et *Beaumontia*. Leur origine et leurs relations phylogénétiques mutuelles restent hypothétiques.

Formes fibreuses

Le « genre provisoire » n. gen. ? du Permien, entièrement fibreux, peut dériver théoriquement d'un ancêtre microlamellaire ou lamellaire (LAFUSTE, 1978, 1983). Si la disparition au Pennsylvanien des *Michelinia* s.s. et des Michelinimorphes microlamellaires est totale, il ne reste actuellement que cf. *Praemichelinia*, déjà partiellement fibreux, à lui être attribuable comme ascendant.

Notons ici que l'épaississement périphérique fibreux, souvent observé chez les michelinioïdes, n'a pas en lui-même de valeur évolutive, puisqu'il apparaît avec les *Praemichelinia* et se poursuit sans modification significative jusqu'au Permien.

Les relations mutuelles des différents genres de Tabulés michelinioïdes sont schématisées par un diagramme phylogénétique (fig. 32) dont le caractère provisoire découle de la pauvreté des données concernant le Dévonien supérieur et le Carbonifère supérieur.

CONCLUSIONS

L'amélioration des connaissances sur la microstructure des éléments constitutifs du squelette à l'aide des lames à faces polies a permis de déceler et de définir de nouveaux taxons de rang générique au sein du genre *Michelinia* des anciens auteurs.

Une systématique, même rigoureuse, basée sur les seuls caractères morphologiques et architecturaux du squelette des michelinioïdes est génératrice de confusions du fait d'homéomorphies trompeuses.

Nous proposons donc, pour l'établissement de la systématique des michelinioïdes, une nouvelle hiérarchie de caractères dans laquelle la prise en considération de la microstructure est primordiale. La constitution paléohistologique de la muraille traduit, semble-t-il, bien mieux que les caractères morphologiques et structuraux, les véritables affinités des différents genres.

Ce mode d'approche, en permettant de séparer par exemple *Turnacipora* des « *Michelinia* » lamellaires, débouche sur une intéressante application stratigraphique : les Tabulés michelinioïdes à microlamelles constituant, dans l'état actuel des connaissances, un bon marqueur du Carbonifère inférieur.

La mise en évidence chez les michelinioïdes de genres à sclérenchyme microlamellaire

pose le problème de l'introduction de la microstructure dans la définition des familles chez les Tabulés.

En ce qui concerne la famille des Micheliniidae Waagen & Wentzel, 1886, basée sur le genre *Michelinia*, il n'y a pas de difficulté à compléter sa diagnose par l'adjonction de précisions sur la microstructure : originellement *lamellaire*, devenant fibreuse chez les formes évoluées.

Pour le groupe provisoirement appelé Michelinimorphes (fig. 32) deux solutions peuvent être proposées.

L'une consisterait à l'intégrer à la famille des Micheliniidae, qui de ce fait comprendrait deux entités différenciées par leur microstructure, la diagnose de la famille étant modifiée en conséquence...

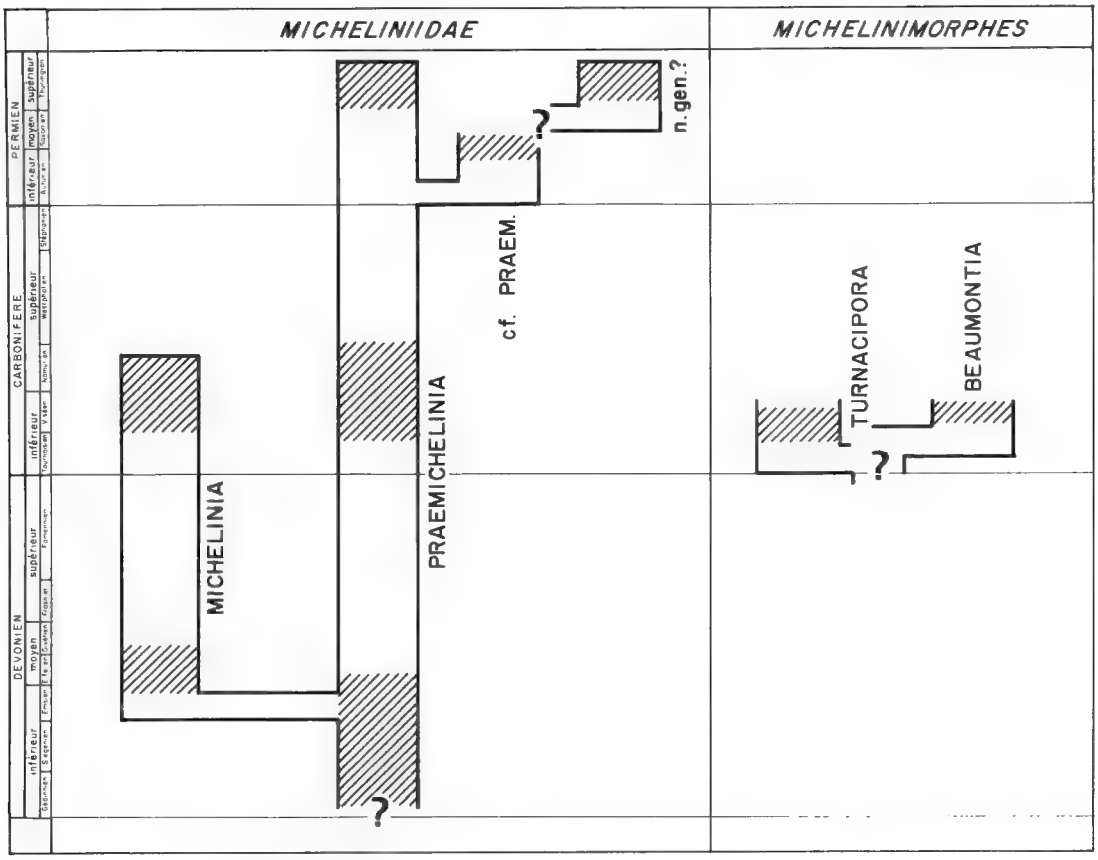


FIG. 32. — Diagramme provisoire des relations phylogénétiques des principaux genres de Tabulés michelinioïdes. Les périodes pour lesquelles des spécimens ont fourni des données microstructurales sont indiquées en hachures obliques.

L'autre solution, admettant l'incompatibilité des deux types de microstructure dans une même famille, conduit à considérer *Turnacipora* et *Beaumontia* comme la « solution michelinioïde » à l'intérieur du rameau des Tabulés à microlamelles.

Une solution de ce type, appliquée à l'ensemble des Tabulés, conduirait à une large refonte de la systématique de ce groupe.

Remerciements

Nous remercions Mme J. Conrad (Université de Marseille III), Mme M. Legrand (Université de Pau), M. W. A. Oliver Jr. (U.S. geol. Surv., Washigton, USA), M. E. Poty (Université de Liège, Belgique) et M. P. Semenoff-Tian-Chansky (E.R. 154 du CNRS, MNHN) pour le prêt ou le don de spécimens sans lesquels cette étude n'aurait pas été possible. Les conservateurs des collections de Paléontologie du British Museum, Natural History (London, Angleterre), du Geological Survey of India (Calcutta, India), de l'Institüt für Paläontologie de l'Université de Bonn (RFA), du Sedgwick Museum (Cambridge, Angleterre), et de l'Université de Lyon ont aimablement mis des matériaux à notre disposition. Enfin, nous sommes redevables à M. G. A. Gill (E.R. 154, MNHN) de la traduction du résumé.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Toutes les publications antérieures à 1970 sont référencées dans l'ouvrage de H. W. Flugel, 1970 : Bibliographie der Paläozoischen Anthozoa (Rugosa, Heterocorallia, Tabulata, Heliolitida, Trachypsammiacea) I, 262 p., Wien.

Nous ne signalerons donc que les travaux récents ou les publications à caractère stratigraphique.

Dubatolov, V. N., et N. J. Spassky, 1967. — Geographical and stratigraphical distribution of Devonian coral faunas in the USSR. *Int. Symp. Devon. system*, Calgary, **2** : 501-510.

Gräf, W., 1964. — Permische Korallen aus dem Zagros-Gebirge, dem Elburz und aus Azerbeidjan, Iran. *Senckenberg. leth.*, **45** (5) : 381-423, 5 fig., pl. 34-41.

Hill, D., 1981. — Tabulata. *In* : Treatise on Invertebrate Paleontology F (2 of 2). R. C. Moore, & al. (eds). Geol. Soc. Amer. Inc., Univ. Kansas, Boulder, Colorado, Lawrence, Kansas, p. 430-742, fig. 284-462.

Lafuste, J., 1970. — Lames ultra-minces à faces polies. Procédé et application à la microstructure des Madréporaires fossiles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **270D** : 679-681, 1 fig., pl. I.

— 1978. — Modalités de passage des lamelles aux fibres dans la muraille de Tabulés (Micheliniidae) du Dévonien et du Permien. *Géobios*, **11** (3) : 405-408, 5 fig.

— 1983. — Passage des microlamelles aux fibres dans le squelette d'un Tabulé « Michelinimorphe » du Viséen du Sahara Algérien. *Géobios*, **16** (6) : 755-758, 3 fig., pl. 1.

Lafuste, J., et Y. Plusquellec, 1980. — Les Polypiers Tabulata. *In* : Les Schistes et calcaires de l'Armorique (Dévonien inférieur, Massif Armoricain). Y. Plusquellec (ed.). *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, **23** : 143-173, fig. 25-51, pl. 20-22.

Nowinsky, A., 1976. — Tabulata and Chaetetida from the Devonian and Carboniferous of Southern Poland. *Palaeont. pol.*, **35** : 125 p., 21 fig., pl. I-XXVII.

OLIVER, W. A., et W. J. SANDO, 1977. — *Tabellaephyllum* Stumm is a *Michelinia* (Carboniferous, Tabulata). *J. Paleont.*, Menasha, Wis., **51** (2) : 422-423.

PLUSQUELLEC, Y., 1976. — Les Polypiers-Tabulata. *In* Les Schistes et calcaires éodévoniens de Saint-Céneré (Massif Armoricain, France). H. LARDEUX (ed.). *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne,* **19** : 183-215, fig. 10-45, pl. 38-42.

— 1980. — Microstructure et mode de croissance de *Adradosia* Birenheide & Soto, 1977 (Tétracoralliaire, Dévonien). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), **22** (3) : 359-368, 10 fig., pl. I.

PLUSQUELLEC, Y., et I. TCHUDINOVA, 1977 (1976). — The microstructure of *Parastriatopora* Sokolov, 1949 (Siluro-Devonian Tabulata). *Annls Soc. géol. N.*, **97** : 127-130, 2 fig., pl. LV.

THÉVENIN, A., *in* M. BOULLE, 1907. — Types du Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle de d'Orbigny. *Annls Paléont.*, **2** : 1-203, fig. 1-21, pl. I-XXXIV.

WHITE, D. E., 1971. — Revision of the Carboniferous Favositidae of Britain and Belgium. Ph. D. inédit.

PLANCHE I

1 — *Turnacipora favosa* (Goldfuss). Holotype. Tournai, Belgique ; Tournaisien supérieur, GUIB 14. Vue de la surface calicifère. × 1.

2 — *Turnacipora favosa* (Goldfuss), Tournai, Belgique ; Tournaisien supérieur. Coll. Milne-Edwards, MNHN Z 150b. × 6. Cassure montrant la disposition des planchers.

3 — *Michelinia convexa* d'Orbigny. Holotype. « Dévonien des États-Unis ». Coll. Milne-Edwards, MNHN Z 147a. Vue générale de la colonie montrant les planchers incomplets et convexes. × 1.

4 et 5 — *Rhizopora tubaria* de Koninck. Tournai, Belgique ; Tournaisien supérieur. Coll. École des Mines Lyon, EM 15603. 4, vue générale du corallum. × 1,5 ; 5, cassure de la base du même spécimen montrant les planchers. × 5.

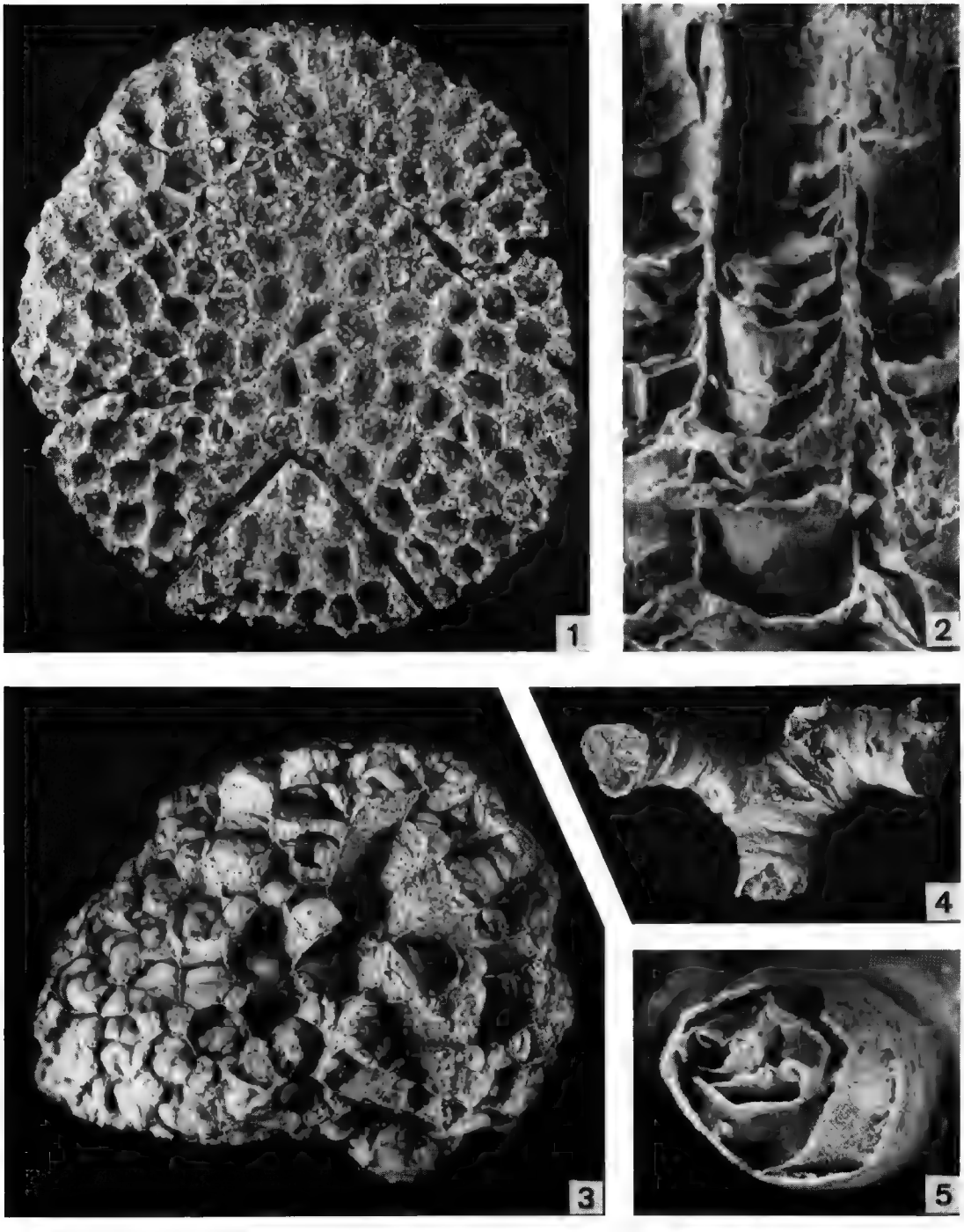
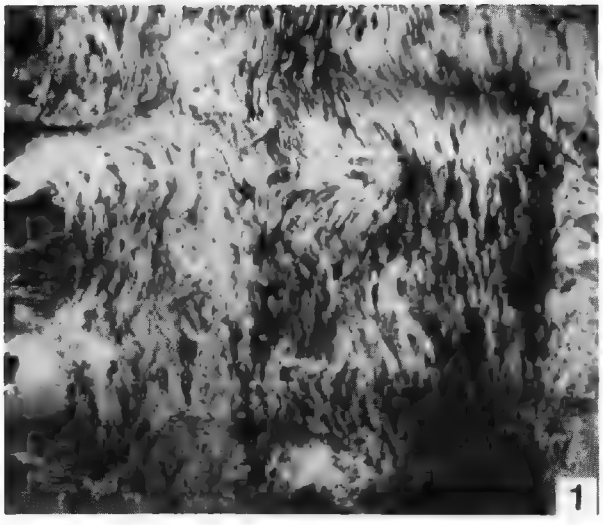


PLANCHE I

PLANCHE II

1 et 2 — *Michelinia tenuisepta* (Phillips). Holotype. Bolland, Yorkshire, Angleterre ; Viséen ? BM R 333 c et d. 1, coupe longitudinale montrant les lamelles parallèles à la lame médiane. × 100 ; 2, coupe longitudinale, dans la lame médiane et la stéréozone lamellaire (lame à faces polies). × 350.

3 — *Michelinia* sp. Djebel Berga, Algérie ; Namurien. Coll. Conrad JC 478. Lame LFP C490. Aspect des lamelles et de la lame médiane. × 520.



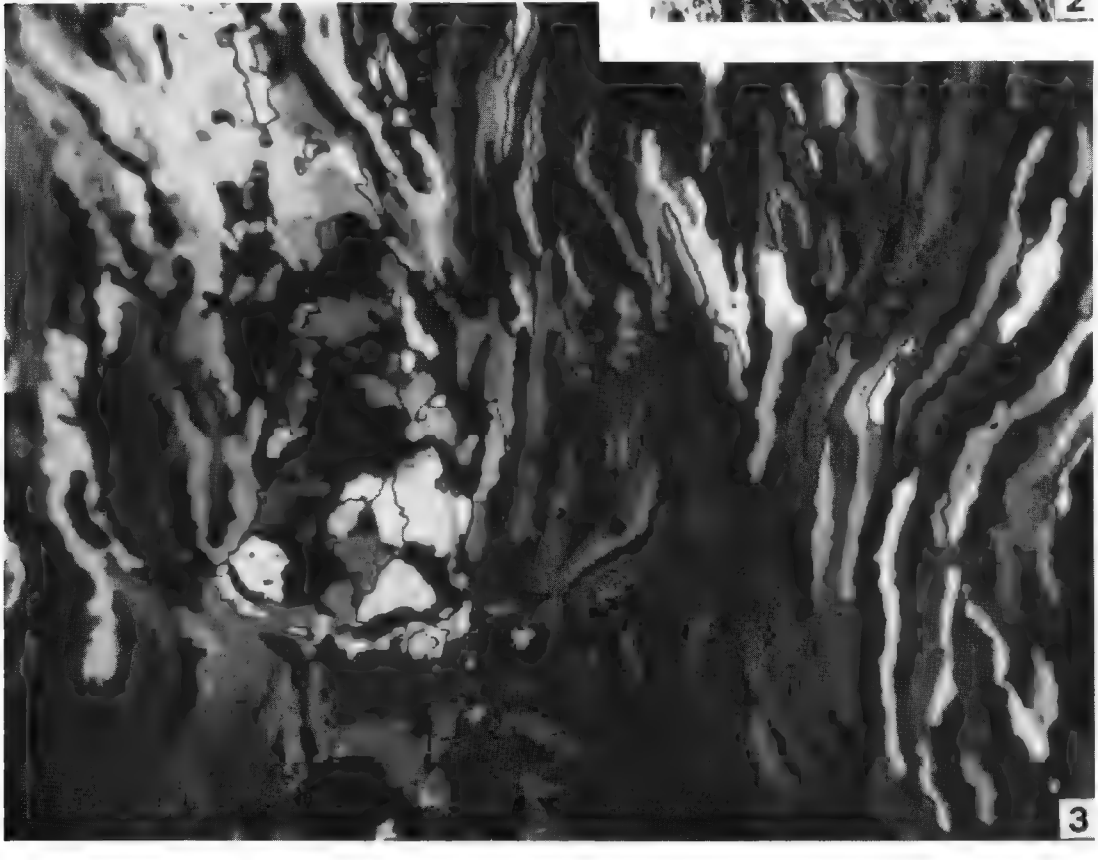


PLANCHE II

PLANCHE III

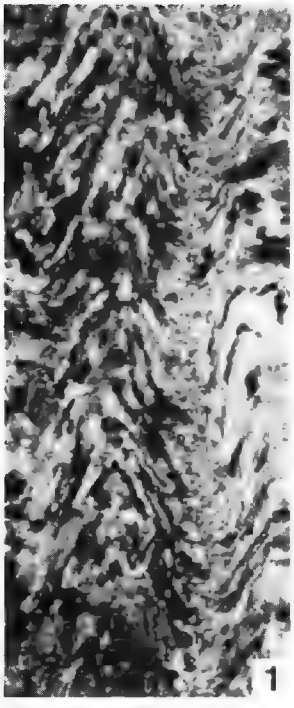
1 et 2 — *Turnacipora favosa* (Goldfuss). Sprimont, carrière la Préale, Belgique ; Tournaisien supérieur. Aspect des microlamelles en lame à faces polies. × 510. 1, coupe transversale, lame LFP C471 ; 2, coupe longitudinale, lame LFP C470.

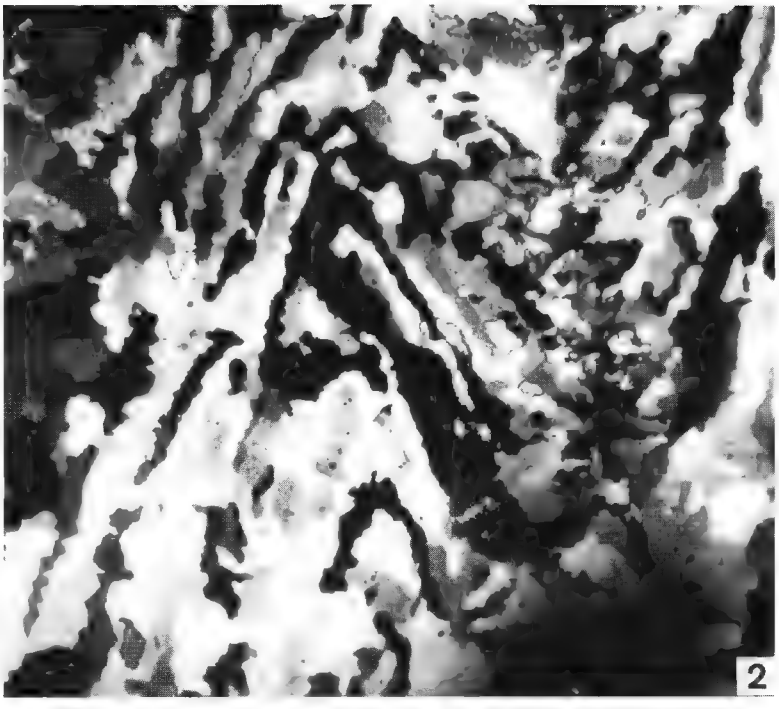
PLANCHE III

PLANCHE IV

1 et 2 — *Praemichelinia indica* (Waagen & Wentzel). Holotype. Virgal, Pakistan ; Permien supérieur. G.S.I. 3896. 1, coupe longitudinale dans la muraille, lame LFP ; × 100 ; 2, *idem*, lame LFP. Noter de part et d'autre de la ligne médiane granulaire les lamelles divergentes et le changement d'orientation de celles-ci sur le côté gauche de la figure. × 350.

3 — N. gen. ? Col d'Al-e-Sarig, province de Ghazni, Afghanistan ; Permien supérieur. Coupe longitudinale montrant la lame médiane et la stéréozone fibreuse, lame LFP P 110. × 430.





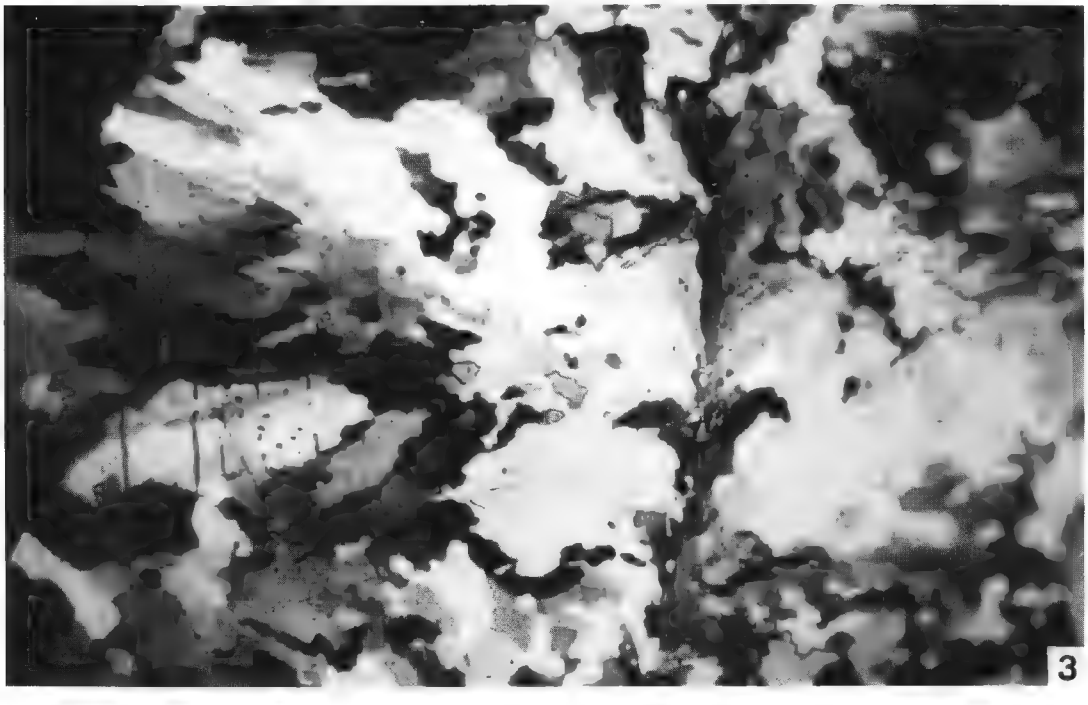


PLANCHE IV

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, 1985,
section C, n° 1 : 65-85.

Gonorhynchiforme nouveau du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Monts de Judée) : *Judeichthys haasi* nov. gen. nov. sp. (Teleostei, Ostariophysi, Judeichthyidae nov. fam.)

par Mireille Gayet

Résumé. — *Judeichthys* est un genre nouveau de Gonorhynchiforme en provenance du Cénomanien marin de Ramallah (Monts de Judée). Nettement en dehors de la lignée des Chanoidei, il présente plusieurs plésiomorphes qui semblent devoir le placer comme groupe frère des Gonorhynchoidei. Une nouvelle famille, les Judeichthyidae, est érigée.

Abstract. — *Judeichthys* is a new Gonorhynchiform genus from the marine Lower Cenomanian of Ramallah (Mountains of Judea). Clearly apart from the Chanoidei lineage, it shows several plesiomorphies which seem to place it as a sister group of the Gonorhynchoidei. A new family, the Judeichthyidae, is erected.

M. Gayet, *UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Introduction

Lors de l'étude anatomique et phylogénétique du genre *Ramallichthys* Gayet (Gayet, sous presse *a*), en provenance du Cénomanien inférieur de Ramallah (Monts de Judée), un spécimen, dont à première vue la ressemblance avec ce genre semblait frappante, s'est avéré en être très différent. Après étude, cet unique spécimen, objet des lignes qui suivent, ne semble poser aucun problème quant à son appartenance à l'ordre des Gonorhynchiformes.

D'après Greenwood *et al.* (1966 : 395), les Gonorhynchiformes sont divisés comme suit :

Sous-ordre des Gonorhynchoidei
  Famille des Gonorhynchoidae
Sous-ordre des Chanoidei
  Famille des Chanidae
  Famille des Kneriidae (y compris Cromeriidae et Grasseichthyidae)
  Famille des Phractolaemidae

Fink & Fink (1981 : 304) ont modifié cette classification puisqu'ils suggèrent que *Chanos* soit le groupe frère de tous les autres tandis que *Gonorhynchus* apparaîtrait comme étant le groupe frère des formes africaines (voir affinités p. 76). C'est cette classification que nous adopterons ici.

Abréviations

Ang, angulaire ; *compl.term*, complexe terminal ; *com.tr*, commissure transverse ; *dent*, dentaire ; *Dsph*, dermosphéïde ; *Ecpt*, ectoptérygoïde ; *Enpt*, entoptérygoïde ; *Ep*, épural ; *Epo*, épiotique ; *Ethm.lat*, ethmoïde latéral ; *Exocc*, exoccipital ; *fen.caud*, fenêtre caudale ; *Fr*, frontal ; *h.PU*, épine hémale de la vertèbre préurale ; *Hmd*, hyomandibulaire ; *Hy*, hypural ; *Iop*, interopercule ; *Iorb*, infraorbital ; *Mesth*, mésethmoïde ; *Mpt*, métaptérygoïde ; *Mx*, maxillaire ; *n.PU*, épine neurale de la vertèbre préurale ; *Op*, opercule ; *Pa*, pariétal ; *Pal*, palatin ; *PHy*, parhypural ; *Pmx*, prémaxillaire ; *Pop*, préopercule ; *pr.a.hmd*, processus antérieur de l'hyomandibulaire ; *pr.méd.Psph*, processus médian du parasphénoïde ; *pr.op*, processus opercularis ; *Psph*, parasphénoïde ; *Pto*, ptérotique ; *PU*, vertèbre préurale ; *Q*, carré ; *r.m.d.*, rayon marginal dorsal ; *r.m.v*, rayon marginal ventral ; *Rart*, rétroarticulaire ; *S*, symplectique ; *Sn*, supraneural, *So*, supraorbital ; *Socc*, supraoccipital ; *Sop*, sous-opercule ; *t.art.Hmd*, tête articulaire de l'hyomandibulaire ; *U*, vertèbre urale ; *Un*, uroneural ; *Vo*, vomer.

SYSTÉMATIQUE

Super-ordre des OSTARIOPHYSI (*sensu* Fink & Fink, 1981)

Ordre des GONORHYNCHIFORMES (Greenwood *et al.*, 1966)

Sous-ordre des GONORHYNCHOIDEI (*sensu* Fink & Fink, 1981)

Famille des **JUDEICHTHYIDAE** nov.

Diagnose : Gonorhynchoidei caractérisé par la présence de dents sur le 5e pharyngien et sur le basihyal et l'absence de dents sur l'entoptérygoïde ; partie antérieure du neurocrâne non allongée ; réduction incomplète de la première épine neurale et de la branche antérieure de l'ectoptérygoïde ; absence d'articulation ectoptérygoïde-palatin ; corps apparemment nu.

JUDEICHTHYS nov. gen.

Diagnose : Identique à celle de la famille.

Espèce-type : *Judeichthys haasi* nov. sp., du Cénomanien inférieur de Ramallah (Monts de Judée).

Judeichthys haasi nov. sp.

DIAGNOSE : Identique à celle du genre (une seule espèce).

HOLOTYPE : Spécimen AJ-432 conservé dans les collections de l'Université hébraïque de Jérusalem (Israël).

MATÉRIEL : Holotype seul.

HORIZON ET GISEMENT : Cénomanien inférieur de Ramallah (Monts de Judée).

Mensurations en mm (e = mesure estimée) de l'holotype (AJ-432) : L.T. = 120 ; L.st. = 105 ; H.tr. = 15 ; L. tête = 19 ; H. Tête = 30 ; L.a.D. = 55e ; L.a.A. = 86 ; L.a.P. = 62.

FORMULES : C.V. = 30 + 12 (5) ; D = au moins 8 ; A = 1 + 6 / (5) ; Pect = 12 (13 ?) ; Pelv = 1 + 7 ; Caud = 11 + I + 9 — 8 + I + 6.

DERIVATIO NOMINIS : Espèce dédiée à M. le Pr. G. HAAS †, de l'Université hébraïque de Jérusalem.

DESCRIPTION ANATOMIQUE

FORME GÉNÉRALE DU CORPS ET REVÊTEMENT (pl. I, 1)

Judeichthys haasi est un petit poisson si l'on s'en réfère au seul individu connu dont la longueur totale atteint 120 mm pour une hauteur maximale du tronc de 15 mm environ. La longueur standard atteint 105 mm environ et la tête est plus longue que haute. La nageoire caudale, échancrée, de 15 mm environ de longueur, est donc relativement petite par rapport à la longueur de l'animal puisqu'elle y est comprise environ huit fois. La nageoire dorsale est située approximativement à mi-longueur entre l'avant du museau et la partie proximale des lépidotriches caudaux. Les nageoires pelviennes sont situées très légèrement en arrière de la verticale passant par le début de la nageoire dorsale. La nageoire anale, petite, est située légèrement en arrière du milieu de la distance comprise entre les parties proximales des lépidotriches pelviens et caudaux. Les nageoires pectorales sont situées au tiers de la hauteur du tronc mesurée à leur niveau.

Aucune trace d'écailles n'a pu être observée ni sur la tête ni sur le corps. Il est donc très probable que le corps était nu à moins que les écailles n'aient été extrêmement fines. En tout état de cause, elles n'étaient sûrement pas modifiées comme celles de *Charitosomus, Notogoneus* et *Gonorhynchus*. Il semble à peu près certain que *Judeichthys* ne possédait pas de nageoire adipeuse.

DESCRIPTION DE LA TÊTE (pl. I, 2)

1. **Le neurocrâne** (fig. 1-5)

Le crâne est relativement plat et bien conservé dans sa partie postérieure. Les frontaux (*Fr*) largement développés vers l'arrière ont repoussé les pariétaux (*Pa*) et sont nettement rétrécis dans leur moitié antérieure, ressemblant à ceux de *Charitosomus* (GAYET, sous presse *a* : fig. 2). Le canal supraorbitaire (*c.s.o.*) n'est pas visible au niveau de l'orbite par suite d'une mauvaise conservation de l'os à ce niveau ; une fourche en gouttière ouverte est observable au niveau des dermosphénoïdes ; le canal s'enfonce ensuite suivant deux directions : soit vers les dermosphénoïdes soit vers les pariétaux. On peut suivre le trajet de ce canal par la présence de quelques pores alignés.

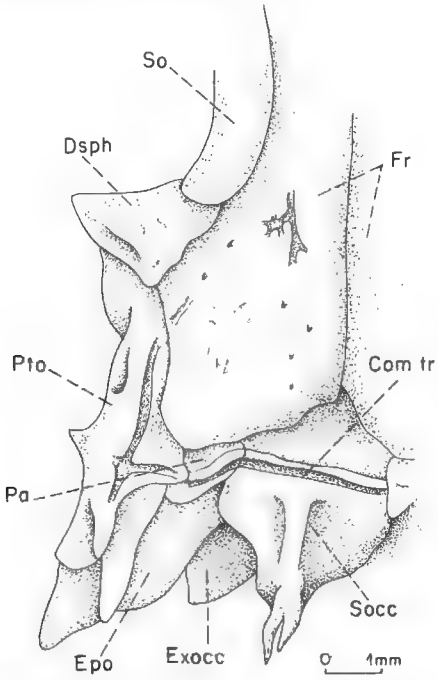


FIG. 1. — *Judeichthys haasi* nov. gen. nov. sp. : vue dorsale de la partie postérieure du neurocrâne (holotype AJ-432).

Les frontaux sont séparés dans leur partie postérieure par le supraoccipital (*Socc*) qui semble connaître un développement assez grand, surtout par sa partie postérieure à la commissure transverse (*com.tr*). Le supraoccipital se termine par une crête qui reste, en vue latérale, dans le prolongement du plan supérieur fronto-pariétal et qui se termine par deux pointes, rappelant la crête supraoccipitale de *Chanos* ou mieux de *Kneria*.

Les pariétaux (*Pa*) sont très petits, sub-rectangulaires et situés en position oblique. Ils séparent les frontaux des épiotiques contrairement à *Chanos* (PASLEAU, 1974 : fig. 12 ; TAVERNE, 1981 : fig. 11 ; obs. pers.) où ces deux os sont en contact. Contrairement à ce que l'on observe chez *Chanos* (FINK & FINK, 1981 : fig. 5A), ils sont traversés par le canal sensoriel en gouttière ouverte.

Les ptérotiques (*Pto*) présentent un développement important. Le processus antérieur conduit la branche du canal sensoriel en direction des dermosphénoïdes. Postérieurement, le ptérotique forme un processus allongé relativement bien développé mais sans connaître l'importance de celui de *Chanos* (RIDEWOOD, 1904 : fig. 140 ; FINK & FINK, 1981 : fig. 5A). Ils assurent l'articulation de l'hyomandibulaire par la facette postérieure de la tête de cet os. A ce niveau, les ptérotiques sont largement développés. Les ptérotiques de *Judeichthys* ont un développement apparemment moins important que ceux de *Kneria* ou de *Parakneria* (LENGLET, 1974 : fig. 3 et 5) chez qui une intégration des pariétaux a dû se produire (GAYET, sous presse *a*).

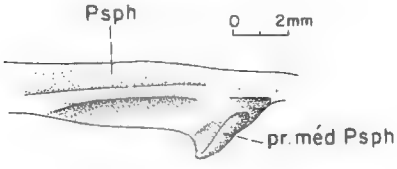


FIG. 2. — *Judeichthys haasi* nov. gen. nov. sp. : vue latérale de la portion médiane du parasphénoïde (holotype AJ-432).

Les dermosphénoïdes (*Dsph*) sont larges et triangulaires. Aucun passage de canal sensoriel n'est visible à leur surface. Ils assurent l'articulation de l'hyomandibulaire par la facette antérieure de la tête de cet os. Antérieurement, un os allongé, courbe, épousant exactement la forme du bord supérieur de l'orbite, vient le recouvrir légèrement. Cet os dermique qui se termine au niveau de l'ethmoïde latéral ne peut être qu'un supraorbital (*So*). Il semble presque faire partie intégrante des frontaux et garde un contact avec le dermosphénoïde Il est très différent de tous les supraorbitaux connus des Gonorhynchiformes, lesquels, plus ou moins développés (respectivement *Charitosomus* et *Kneria*), sont toujours franchement dégagés des frontaux.

Par la disposition et les proportions des os de l'arrière-toit crânien (ptérotiques, pariétaux, supraoccipital, épiotiques), *Judeichthys* se rapproche de *Phractolaemus* (THYS VAN DER AUDERNAERDE, 1961).

A l'avant du neurocrâne, le mésethmoïde (*Mesth*) n'est bien observable qu'en vue latérale. Il s'élargit dans sa partie moyenne en deux ailes qui viennent se placer latéralement au-dessus du palatin.

Les nasaux ne sont pas observables.

Les ethmoïdes latéraux (*Ethm.lat*) sont larges et grossièrement triangulaires. Ils dépassent largement, ventralement, le parasphénoïde et descendent très bas sur la joue.

Le parasphénoïde (*Psph*) est long, légèrement incurvé ventralement, ce qui le rapproche de la partie supérieure du neurocrâne et le met en contact avec celui-ci dès l'avant des ethmoïdes latéraux. Cette courbure du parasphénoïde se retrouve chez *Gonorhynchus*. Chez ce genre, en effet, le parasphénoïde vient s'accoler aux frontaux au niveau des ethmoïdes latéraux. Au niveau de la partie postérieure de l'orbite, le parasphénoïde présente comme celui

de *Ramallichthys* deux processus latéro-ventraux, situés obliquement par rapport à l'axe de l'os, sans perforation pour l'artère pseudobranchiale efférente (fig. 2). Ils ne s'articulent visiblement pas au métaptérygoïde mais probablement, comme chez les Catostomidae (FINK & FINK, 1981 : 305), avec les premiers pharyngobranchiaux.

Le vomer (*Vo*) n'est visible que par sa partie antérieure qui dépasse le mésethmoïde et s'abaisse brutalement comme chez les Kneriidae et chez les Cypriniformes.

Située juste en arrière du milieu de l'orbite, une plaque osseuse subrectangulaire part du neurocrâne et atteint le parasphénoïde. Cette plaque osseuse doit correspondre à un septum médian ossifié.

Il n'y a pas de basisphénoïde ni d'orbitosphénoïde.

La série infraorbitaire et le préopercule seront décrits avec le splanchnocrâne.

2. **Le splanchnocrâne** (fig. 3)

Mâchoire : Le prémaxillaire (*Pmx*) est un os en forme de boomerang, avec processus ascendant et processus alvéolaire d'égale longueur et formant entre eux un angle presque droit. Il ne porte pas de dents comme toute la mâchoire. Il est placé latéralement au maxillaire. Le maxillaire (*Mx*) a un corps droit se terminant à sa partie postérieure par une large plaque sub-circulaire. A sa partie antérieure, on observe deux processus articulaires nettement individualisés situés en position presque orthogonale l'un par rapport à l'autre ; le processus inférieur, ventro-médial, devait rejoindre son homologue par l'intermédiaire de ligaments ; le processus articulaire supérieur, plus petit, devait venir s'articuler avec le mésethmoïde. En arrière de ce processus, on observe une protubérance allongée, creusée en son centre, qui devait correspondre à l'insertion du faisceau A1 du muscle adducteur de la mandibule comme chez *Gonorhynchus*. En arrière de cette protubérance, le bord supérieur du maxillaire est parfaitement droit. Le maxillaire de *Judeichthys* se rapproche par la configuration de sa partie antérieure articulaire de celui de *Ramallichthys* (GAYET, sous presse *a* : fig. 10). Il en diffère par sa forme générale plus droite et par l'absence de tout processus postérieur sur son bord supérieur. Il n'y a pas de supramaxillaire.

Mandibule : Elle est très haute puisque sa hauteur correspond aux trois quarts de sa longueur. Le dentaire (*Dent*), peu élevé au niveau de la symphyse, présente un processus coronoïde très individualisé en forme de champignon à l'image de ce que l'on peut observer chez certains Cypriniformes comme *Microgrex* (GAYET, sous presse *a* : fig. 14). La limite entre le dentaire et l'angulaire (*Ang*) n'est pas observable. On note cependant un espace entre la partie supérieure du dentaire et l'angulaire. L'articulation avec le carré se fait par une surface concave située presque verticalement, ce qui met le carré en position presque couchée. Le rétroarticulaire (*Rart*) est un petit os coudé situé en avant de l'articulation quadrato-mandibulaire dont il ne fait pas partie. La mandibule présente un bord inférieur légèrement concave comme celles de certains *Charitosomus* (*Charitosomus* nov. sp.) (GAYET, mém. en prép.), de *Chanos* et de *Gonorhynchus*.

Région ptérygo-carrée : Le suspensorium est très légèrement allongé. Le carré (*Q*) est très incliné vers l'arrière puisque son bord postérieur forme un angle d'environ 25° avec

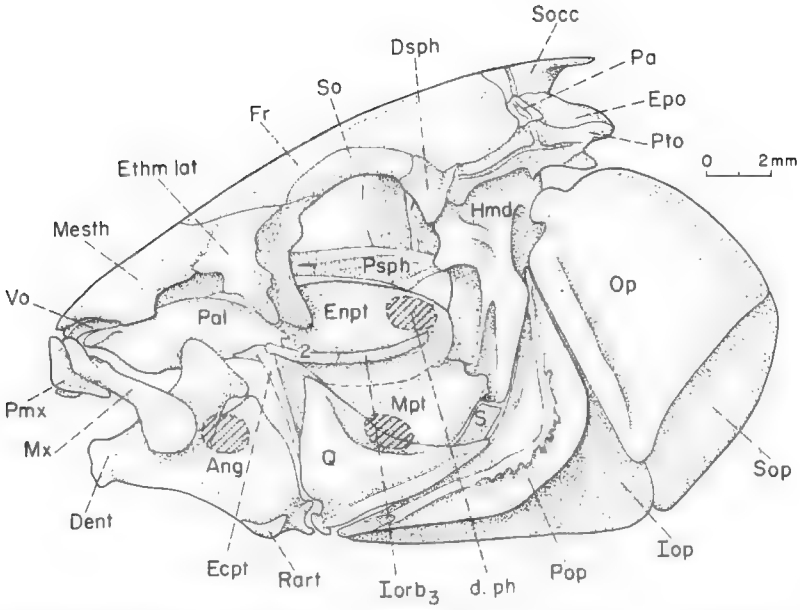


FIG. 3. — *Judeichthys haasi* nov. gen. nov, sp. : reconstitution de la tête en vue latérale (holotype AJ-432).

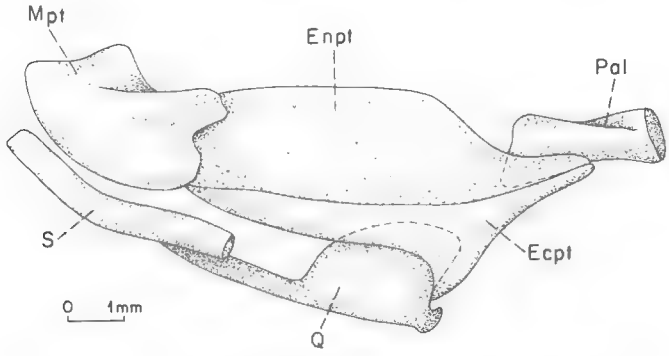


FIG. 4. — Vue latérale de la région ptérygo-carrée de *Chanos chanos* (coll. pers., n° 53).

l'horizontale. Ce bord droit est un peu plus grand que le bord antérieur de l'os qui est convexe. Le condyle articulaire semble replié sur lui-même vers l'avant. Le bord supérieur du carré est très légèrement concave. Le symplectique (*S*) est visible par sa partie dépassant le bord supérieur du carré non échancré à ce niveau. Il apparaît normalement développé, moins que chez *Chanos* (FINK & FINK, 1981 : fig. 8) mais nettement plus que chez *Gonorhynchus* où il est une minuscule baguette (MONOD, 1963 : fig. 3). L'ectoptérygoïde (*Ecpt*) est caractérisé par une réduction importante de sa branche antérieure. Postérieurement, l'ectoptérygoïde se développe légèrement vers l'arrière au-dessus du carré. Chez *Chanos*, il est extrêmement développé (fig. 4, *contra* FINK & FINK, 1981 : fig. 8), chez

Gonorhynchus un peu moins (mais nettement plus que chez *Judeichthys*). Un fin bourrelet longe le bord antérieur de l'os. Le palatin (*Pal*) a une forme en amande. Sa partie postérieure s'abaisse légèrement et devient parallèle au bord supérieur de l'ectoptérygoïde. A l'avant, il forme une sorte de processus plus ou moins double, se rapprochant plus de ce que l'on observe chez *Gonorhynchus* que de *Chanos* (fig. 4) ou de *Kneria* (LENGLET, 1974 : fig. 12) dont l'extrémité antérieure se termine au carré. L'entoptérygoïde (*Enpt*) est une grande plaque ovale, plus arrondie postérieurement et qui vient s'accoler antérieurement aux bords supérieur de l'ectoptérygoïde et postéro-supérieur du palatin. Ses limites avec le métaptérygoïde ne sont pas définissables. Le métaptérygoïde (*Mpt*) présente à sa partie postérieure, latéralement au processus descendant de l'hyomandibulaire, une sorte de processus en goulot qui rappelle un peu ce que l'on peut observer chez *Kneria* (LENGLET, 1974 : fig. 12) ou chez *Ramallichthys* (GAYET, sous presse *a* : fig. 25).

Appareil operculaire : Le préopercule (*Pop*) est caractérisé par un allongement léger de sa branche inférieure qui devient plus longue que la branche supérieure. L'angle entre les deux branches est d'environ 105°. La forme du préopercule est semblable à celle de *Chanos chanos* telle que l'ont figurée TAVERNE (1981 : fig. 11) ou FINK & FINK (1981 : fig. 8), et non à celle de notre exemplaire de *Chanos*. Le canal préoperculaire (*c.pop*) se divise à sa partie médiane en de nombreux petits canalicules très courts et très serrés. L'opercule (*Op*) a une silhouette triangulaire due au bord postéro-inférieur concave. Il se rapproche considérablement de la forme de l'opercule de *Charitosomus* ou de *Gonorhynchus*, et diffère notablement de celui de *Ramallichthys*. Il présente un processus antéro-supérieur très arrondi sur lequel venaient s'insérer les ligaments du muscle dilatateur de l'opercule, lequel devait être très puissant, à en juger par le développement de ce processus d'insertion. Le sousopercule (*Sop*) ne présente pas de particularité notable. Son bord postéro-inférieur est convexe. L'interopercule (*Iop*) est très long (corrélativement à la branche inférieure du préopercule). Il écarte le préopercule du sousopercule contrairement à *Chanos*. Il n'a pas pu être observé de suprapréopercule.

L'arc hyoïde et arcs branchiaux : L'hyomandibulaire (*Hmd*) est assez massif. La tête articulaire est double, les deux facettes d'articulation étant séparées par une dépression légère mais nette. Latéralement, part un très fort bourrelet qui atteint le bord postérieur de l'os à mi-hauteur de celui-ci. Antérieurement, la tête articulaire émet un processus dirigé obliquement vers le bas et qui semble cassé. Chez *Charitosomus* (mém. en prép.) et chez *Ramallichthys* (GAYET, sous presse *a* : fig. 25), un processus fin et allongé est observable à ce niveau mais il est proche ou entre en contact avec le métaptérygoïde, ce qui ne semble pas pouvoir être le cas chez *Judeichthys*. A la limite dentaire-angulaire, carré-métaptérygoïde et à la partie postérieure de l'entoptérygoïde, on observe trois plaques dentées (fig. 3). La position de ces plaques dentées, semblable à celle de *Ramallichthys*, confirme ce qui a été dit quant à leur non-appartenance aux entoptérygoïdes. En effet, sur l'exemplaire de *Judeichthys*, les deux plaques dentées sont situées, l'une juste en dessous des processus pharyngiens du parasphénoïde, l'autre au milieu de la limite quadrato-métaptérygoïdienne. Or, la tête de ce spécimen a été écrasée latéralement sans aucun déplacement des os ; les deux mandibules sont presque calquées l'une sur l'autre, et on comprend mal pourquoi les plaques dentées ne seraient pas de même au moins grossièrement superposées.

Mais surtout, on peut observer à la plaque supérieure deux dents qui sont en dehors de la limite postérieure de l'entoptérygoïde. Les plaques dentées postérieures, comme celles de *Ramallichthys* et contrairement à celles de *Gonorhynchus*, devaient donc bien appartenir à des éléments pharyngiens et probablement au 5e pharyngien (4e ?). La seconde hypothèse formulée pour *Ramallichthys*, selon laquelle la plaque postéro-inférieure appartiendrait à un basibranchial postérieur plutôt qu'à un pharyngobranchial semble être renforcée ici dans la mesure où l'exemplaire de *Judeichthys* observé est conservé en vue latérale sans mouvement post-mortem apparent. Comme pour *Ramallichthys*, on observe une plaque dentée antérieure, qui par comparaison avec *Gonorhynchus*, devait appartenir au second basibranchial et dont le rôle ne devait pas être masticateur mais qui devait simplement servir au maintien des proies lors de l'ingestion (Gayet, sous presse *a*).

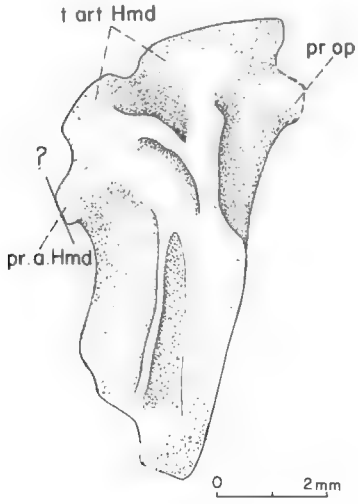


Fig. 5. — *Judeichthys haasi* nov. gen. nov. sp. : vue latérale de l'hyomandibulaire gauche (holotype AJ-432).

Série infraorbitaire : Seuls les deux infraorbitaux médians, longs et étroits (*Iorb 2* et *3*), sont observables. Il est probable, mais non certain, que la série infraorbitaire ne devait être formée que par quatre os seulement.

Description du squelette postcrânien (pl. I, 1, 3 ; pl. II)

1. **La colonne vertébrale** (fig. 6, 7)

Judeichthys comprend 42 vertèbres comme *Charitosomus*. On compte 30 vertèbres abdominales et 12 postabdominales dont 5 caudales. Ce nombre est nettement inférieur à celui de *Gonorhynchus* puisque Monod (1963 : 265) en a compté 62 chez ce genre (48 + 14).

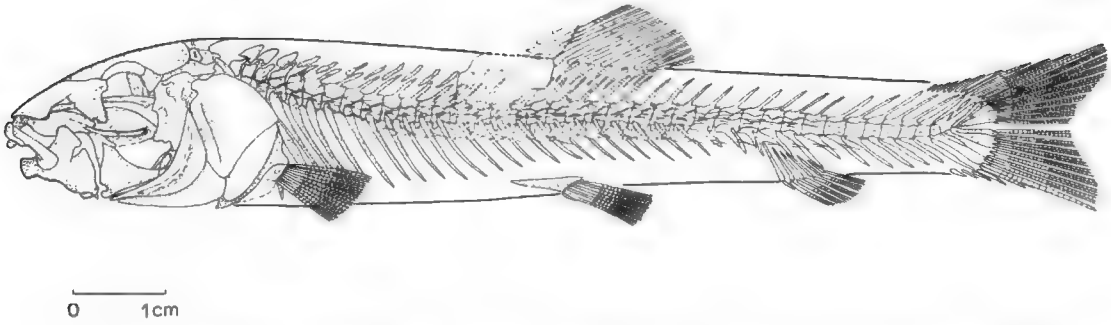


FIG. 6. — *Judeichthys haasi* nov. gen. nov. sp. : reconstitution de la vue générale (holotype AJ-432).

La modification des éléments neuraux est identique chez les 4 premières vertèbres et se rapproche du schéma de *Gonorhynchus*. Les arcs neuraux sont élargis, effaçant une grande partie des épines neurales, ce qui donne pour chacun une configuration semblable. Les supraneuraux 2 à 4 sont simplement élargis et gardent leur orientation initiale c'est-à-dire penchés vers l'arrière. Ventralement, la première côte pleurale fortement élargie s'articule avec le 3e centrum. Il semble que la seconde vertèbre ne soit pas raccourcie (sa limite est cependant peu précise).

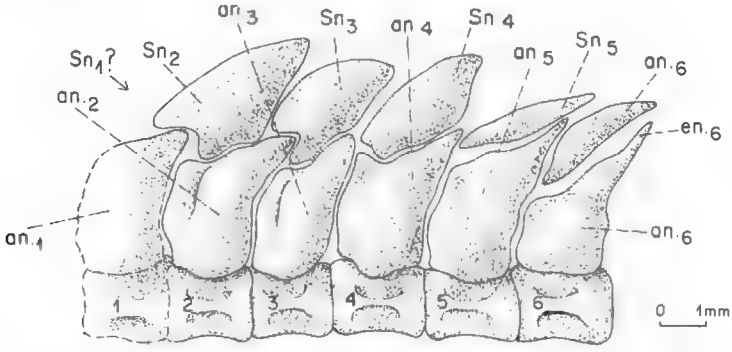


FIG. 7. — *Judeichthys haasi* nov. gen. nov. sp. : vue latérale des vertèbres antérieures (holotype AJ-432).

A partir de la 5e vertèbre, les arcs neuraux diminuent rapidement de taille. Ils sont tous, comme les arcs hémaux, autogènes.

Ventralement, 23 paires de côtes sont articulées directement aux centra 3 à 25. La tête des six premières est fortement élargie, ce qui rappelle les côtes de *Pharmacichthys* (GAYET, 1980*a* : fig. 13). Seule, la 1re, articulée au 3e centrum, est très épaissie (rapport avec la vessie natatoire : cf. p. 77).

Des épineuraux et des épihémaux, bifides, sont présents et se terminent au niveau des vertèbres caudales. Des épicentraux, supérieurs au moins, sont observables sur les centra abdominaux et postabdominaux. L'ensemble de ces os intermusculaires peut se comparer à ce que l'on observe chez *Gonorhynchus* (MONOD, 1963 : fig. 67 à 73).

2. **Les nageoires impaires** (fig. 6, 8)

La nageoire dorsale est incomplète par suite d'une cassure du spécimen à ce niveau. Les rayons semblent relativement courts.

La nageoire anale est très petite et fluette. Elle se compose de six lépidotriches dont cinq articulés, soutenus par un endosquelette composé de cinq axonostes ; les quatre premiers sont appuyés sur une même hémapophyse.

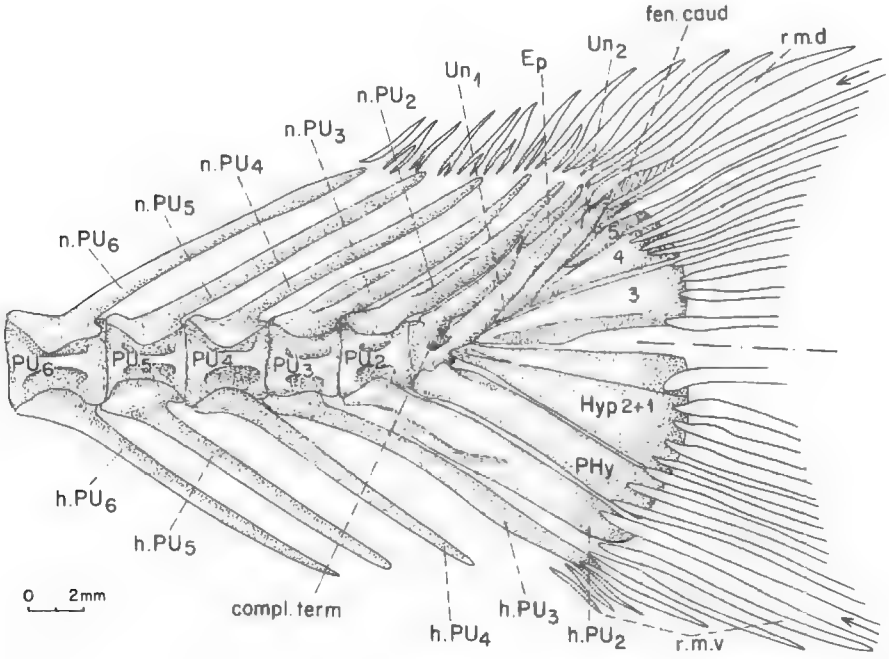


FIG. 8. — *Judeichthys haasi* nov. gen. nov. sp. : vue latérale du squelette caudal (holotype AJ-432).

Squelette caudal axial et nageoire caudale : Le squelette caudal axial se compose d'un complexe terminal (*compl.term*) formé des vertèbres préurale 1 (*PU1*), urale 1 (*U1*) et urale 2 (*U2*), auxquelles viennent se fusionner l'arc neural de la vertèbre préurale 1 (*n. PU1*) et le premier uroneural (*Un1*). Un second uroneural (*Un2*) très large et long vient se placer contre le premier. Dorsalement, un seul épural (*Ep*) est présent au-dessus de l'arc neural de la première vertèbre préurale (*n.PU1*) qui est très développé puisque sa longueur correspond aux deux tiers de celle de l'épine neurale précédente (*n.PU2*). On compte un parhypural autogène (*PHy*) et six hypuraux (*Hy1* à *6*). On observe une fusion des deux premiers hypuraux par leur base proximale et l'ensemble est articulé au complexe terminal. Cette fusion des parties proximales des deux premiers hypuraux s'observe chez *Gonorhynchus* mais, chez

ce genre, l'ensemble est fusionné au complexe terminal. La nageoire caudale est bordée par douze rayons marginaux dorsaux (*r.m.d.*) et six ventraux (*r.m.v.*). Les parties proximales des deux rayons médians des deux lobes sont très légèrement élargies. On observe une fenêtre caudale (*fen.caud*) allongée, située entre le rayon principal dorsal et le premier rayon marginal dorsal qui lui est accolé.

3. Le squelette appendiculaire

Ceinture scapulaire et nageoires pectorales : La branche supérieure du cleithrum est plus importante que la branche inférieure, ce qui met les nageoires pectorales en position relativement basse. Scapula et coracoïde sont trop mal conservés pour être décrits. Il semble n'y avoir qu'un seul postcleithrum qui se présente sous forme d'une large baguette. Les nageoires pectorales se composent de douze (ou de treize ?) lépidotriches articulés de longueur inconnue.

Ceinture et nageoires pelviennes : Les nageoires pelviennes comptent huit lépidotriches articulés dont sept bifurqués. Notons que chez *Gonorhynchus* on compte neuf lépidotriches pelviens (Monod, 1963 : fig. 52).

Affinités du genre *Judeichthys*

Fink & Fink (1981) ont établi les différentes synapomorphies reliant les Ostariophysi entre eux. Celles-ci ont été revues et parfois modifiées par moi-même (sous presse *a*) lors de l'étude des relations phylogénétiques de *Ramallichthys*. Il s'ensuit que sur les quinze caractères retenus par ces auteurs, huit seulement nous intéressent ici parce que définissant le squelette, ce sont :

1) absence du basisphénoïde ;
2) absence du dermopalatin ;
3) absence de supramaxillaire ;
4) modification de la 3e côte pleurale (au moins) qui s'attache à la vessie natatoire ;
5) développement des portions dorso-médiales des arcs neuraux et contact entre elles au-dessus du canal neural ;
6) absence d'arc neural autogène en avant de la première vertèbre ;
7) division du muscle *adductor mandibulae* en deux faisceaux A1 et A2 croisés (visibles chez les fossiles par leur zone d'insertion) ;
8) fusion des épines hémales au centrum correspondant antérieurement à la vertèbre préurale 2.

De ces huit caractères, sept sont retenus. Le 8e, en effet, n'est pas valable dans la mesure où des fossiles comme *Charitosomus* (Gayet, mém. en prép.), *Salminops* (Gayet, sous presse *b*), *Lusitanichthys* (Gayet, 1980*b*, 1981) et *Chanoides* (Patterson, 1984), par-

faitement intégrés, à différents niveaux, au sein des Ostariophysi, ne possèdent pas ce caractère.

Judeichthys possède avec certitude tous ces caractères. Le caractère 4 n'est visible que par la modification (élargissement) de la côte pleurale du 3e centrum que l'on suppose attachée à la vessie. *Judeichthys* fait donc partie des Ostariophysi.

Nous avons vu (introduction, p. 65) que FINK & FINK (1981 : 304) ont modifié (du moins provisoirement) la classification des Gonorhynchiformes. Afin de savoir de quoi l'on parle, nous adopterons (également provisoirement) la classification suivante :

Sous-ordre des Gonorhynchoidei

Famille des Gonorhynchidae : genres *Gonorhynchus* (MONOD, 1963), *Notogoneus* (RIDEWOOD, 1905) et *Charitosomus* (WOODWARD, 1901 ; GAYET, mém. en prép.).

Famille des Kneriidae : genres *Kneria* et *Parakneria* (LENGLET, 1974), incluant les familles des Cromeriidae avec le genre *Cromeria* (D'AUBENTON, 1961) et des Grasseichthyidae avec le genre *Grasseichthys* (GERY, 1964).

Famille des Phractolaemidae : genre *Phractolaemus* (THYS VAN DER AUDERNAERDE, 1961)

Sous-ordre des Chanoidei

Famille des Chanidae : genres *Aethalionopsis* (TAVERNE, 1981), *Tharrias* (JORDAN & BRANNER, 1908), *Dastilbe* (DA SILVA SANTOS, 1947, 1955), *Parachanos* (ARAMBOURG & SCHNEEGANS, 1935) et *Chanos* (RIDEWOOD, 1904 ; FINK & FINK, 1981 ; obs. pers.)

Les Gonorhynchiformes sont définis d'après FINK & FINK par six caractères (parmi ceux accessibles chez les fossiles), ce sont :

1) absence d'orbitosphénoïde ;
2) réduction des pariétaux ;
3) allongement du suspensorium ;
4) prémaxillaires plats et fins ;
5) absence de dents sur le 5e cératobranchial ;
6) agrandissement particulier du premier arc neural et contact serré de celui-ci avec le crâne (exoccipital et/ou supraoccipital).

Les caracteres 5 et 6 ne sont pas observables chez *Judeichthys*.

Le caractère 4 n'est pas valable pour les Gonorhynchidae. En effet, tant *Gonorhynchus* (MONOD, 1963 : fig. 11) que *Notogoneus* et *Charitosomus* (obs. pers.) présentent un prémaxillaire à bourrelets, processus et protubérances qui n'ont rien « d'os plats et fins ». Le prémaxillaire de *Judeichthys* est relativement massif.

Judeichthys possède les caractères 1 à 3 (bien que le 3e ne soit qu'à peine esquissé).

Parmi les caractères que les Gonorhynchiformes partagent avec d'autres Ostariophysi, *Judeichthys* possède :

1) la réduction du nombre d'épuraux à un ;
2) l'absence de dents aux mâchoires ;
3) l'absence de nageoire adipeuse ;
4) la réduction du nombre de postcleithra.

Les autres caractères liés à des réductions dentaires des pharyngiens ne peuvent pas être observés ici. Il est cependant nécessaire de faire une remarque sur le caractère 48 défini par

FINK & FINK (1981 : 322), à savoir l'absence, chez les Gonorhynchiformes et chez les Cypriniformes, des deux plaques dentées pharyngiennes postérieures. En effet, les plaques pharyngiennes dentées supérieures observées chez *Judeichthys* ont de grandes chances d'appartenir au 5e (ou au 4e) pharyngien. Or, il est curieux de constater que chez *Gonorhynchus* les dents entoptérygoïdiennes sont exactement les mêmes que les dents du second basihyal. Par ailleurs, chez certains spécimens de *Gonorhynchus*, les dents entoptérygoïdiennes sont visiblement sur des plaques qui ne sont pas intégrées à l'entoptérygoïde (PASLEAU, 1974 ; obs. pers.). Généralement, chez les Téléostéens, on observe une différence morphologique entre les dents pharyngiennes, celles de la région ptérygo-carrée (entoptérygoïde et ectoptérygoïde) et celles de la mâchoire. Chez *Judeichthys*, on a une même morphologie entre les dents des plaques supérieure (5e pharyngien) et inférieure (basihyal) ce qui apparaît logique. Dès lors, peut-on supposer que les dents de l'entoptérygoïde de *Gonorhynchus*, qui sont sur des plaques et non directement plantées dans l'os, proviennent des plaques dentées du 4e ou du 5e pharyngien qui justement ont disparu ?

Les Otophysi sont définis par FINK & FINK par douze caractères liés au squelette et donc accessibles chez les fossiles. Huit d'entre eux sont reliés plus ou moins directement à la formation de l'appareil de Weber. En dehors du problème posé par l'apparition de cet appareil (cf. GAYET, sous presse *a*, *b*), ces huit caractères sont de toutes façons absents chez *Judeichthys*.

Deux d'entre eux (os pelviens bifurqués et métaptérygoïde en X) ont été rejetés (GAYET, sous presse *a*).

Le complexe terminal que possède *Judeichthys* est considéré par FINK & FINK (1981 : 302) comme synapomorphie des Otophysi, bien que ces auteurs signalent son apparition multiple chez les Chanidae, les Gonorhynchoidei et les Otophysi (p. 339). Ce complexe terminal est effectivement présent chez tous les Gonorhynchoidei actuels (ROSEN & GREENWOOD, 1970 : fig. 9-11 ; LENGLET, 1974 : fig. 24) mais aussi chez les fossiles tels que *Charitosomus* (PATTERSON, 1975 : fig. 45 ; GAYET, mém. en prép.) et *Notogoneus* (obs. pers.). Par contre, seul parmi les Chanidae, le genre *Chanos* présente ce complexe terminal. Par conséquent, le fait que *Judeichthys* présente ce caractère ne modifie pas et ne dérange pas son appartenance aux Gonorhynchoidei. Enfin, *Judeichthys* ne possède pas la fusion du second hypural à ce complexe. Notons cependant que ce caractère peut également être observé chez certains *Charitosomus* (obs. pers.) et chez *Gonorhynchus* ; chez ce dernier genre, il y a alors fusion du parhypural et des hypuraux 1 et 2 au complexe (ROSEN & GREENWOOD, 1970 : fig. 10).

Judeichthys ne possède apparemment aucune des synapomorphies de Cypriniformes telles que les ont définies FINK & FINK.

En conclusion, et sans contestation possible, *Judeichthys* est un Ostariophysi Gonorhynchiforme et, plus précisément, appartient aux Gonorhynchoidei dont il possède les synapomorphies suivantes :

1) fusion des hypuraux 1 et 2 ;

2) réduction du nombre d'épuraux à un (réduction que l'on retrouve également chez *Chanos*) ;

3) présence d'un complexe terminal formé des vertèbres préurale 1 et urale 1, du premier uroneural et de l'arc neural de la vertèbre préurale 1 (complexe existant également chez *Chanos*) ;

4) tendance à la perte de la première épine neurale ;

5) absence d'antorbital ;

6) réduction de la série infraorbitaire.

Judeichthys conserve par rapport aux Gonorhynchoidei connus, des caractères primitifs qui sont :

1) absence d'allongement de la partie antérieure du neurocrâne ;

2) réduction incomplète de la première épine neurale ;

3) réduction incomplète de la branche antérieure de l'ectoptérygoïde ;

4) présence de dents au 5e pharyngien ;

5) absence de fusion des arcs neuraux et des parapophyses ;

6) absence d'écailles spécialisées. Notons cependant que les écailles de *Phractolaemus* ne le sont pas non plus (obs. pers.).

De par ses caractères plésiomorphes, *Judeichthys* ne peut être inclus dans aucune des trois familles qui constituent le sous-ordre des Gonorhynchoidei. Il se rapproche cependant plus des Gonorhynchidae, dont semblent dériver les autres familles africaines, et principalement de la forme la plus ancienne, *Charitosomus*.

Néanmoins, il ne possède pas les caractères spécialisés de cette famille qui sont également les caractères Gonorhynchoidei, et que nous venons de citer. C'est pourquoi, il nous a semblé nécessaire d'ériger une nouvelle famille, les Judeichthyidae, que nous considérons comme étant le groupe frère plésiomorphe des Gonorhynchoidei.

D'un point de vue paléoécologique et paléobiogéographique, *Judeichthys* ne modifie pas les schémas admis jusqu'à présent puisqu'il provient d'un milieu marin comme plusieurs Gonorhynchiformes, et d'une aire géographique où était déjà présent le genre *Charitosomus* (Cénomanien du Liban).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARAMBOURG, C., & D. SCHNEEGANS, 1935. — Poissons fossiles du Bassin sédimentaire du Gabon. *Annls Paléont.*, Paris, **24** : 139-160.

AUBENTON, F. D', 1961. — Morphologie du crâne de *Cromeria nilotica occidentalis* Daget, 1954. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, Dakar, sér. A, **23** (1) : 131-164.

DA SILVA SANTOS, R., 1947. — Uma redescrição de *Dastilbe elongatus* com algunas consideraçoes sobre o genero *Dastilbe*. *Min. Agric., Dep. Nac. Prod. Min. Div. Geol. Min., Note Prel. Est.*, Rio de Janeiro, n° 42 : 7 p.

— 1955. - Ocorrência de folhelho fossilifero cretácico no municipio de Presidente Olegário, Minas Gerais. II : Descrição dos Peixes fósseis. *Min. Agric., Dep. Nac. Prod. Min., Div. Geol. Min.*, Rio de Janeiro, Bol. n° 155 : 17-27.

FINK, S. V., & W. L. FINK, 1981. — Interrelationships of the Ostariophysan fishes (Teleostei). *J. Linn. Soc.*, Zool., London, **72** (4) : 297-353.

GAYET, M., 1980*a*. — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n. s.,sér. C, **64** : 1-149.

— 1980*b*. — Hypothèse sur l'origine des Ostariophysaires. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **290** : 1197-1199.

— 1981. — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. II : les Ostariophysaires. *Comunçoes Servs geol. Port.*, Lisbonne, **67** (2) : 173-190.

— 1982. — Cypriniforme ou Gonorhynchiforme ? *Ramallichthys* nouveau genre du Cénomanien inférieur de Ramallah (Monts de Judée). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **295** : 1037-1040.

— Sous presse *a*. — Relations phylogénétiques du genre *Ramallichthys* Gayet (Poisson, Téléostéens, Ostariophysi). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris* : 120 p.

— Sous presse *b*. — *Salminops ibericus* nov. gen. nov. sp., Characiforme marin cénomanien du Portugal (Poisson, Téléostéen, Ostariophysi). *Bull. Servs Geol. Port.*, Lisbonne : 44 p.

GERY, J., 1964. — Une nouvelle famille de poissons dulçaquicoles africains : Les *Grasseichthyidae*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **259** : 4805-4807.

GREENWOOD, P. H., D. E. ROSEN, S. H. WEITZMAN & G. S. MYERS, 1966. — Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **151** : 339-456.

JORDAN, D. S., & J. C. BRANNER, 1908. — The Cretaceous Fishes of Ceara, Brazil. *Smithson. misc. Collns*, Washinton, **52** (1) : 1-29.

LENGLET, G., 1974. — Contribution à l'étude des Kneriidae. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, Bruxelles, **104** : 51-103.

MONOD, Th., 1963. — Sur quelques points de l'anatomie de *Gonorhynchus gonorhynchus* (Linné 1766). *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, Dakar, **68** : 255-305.

PASLEAU, F., 1974. — Étude comparée du squelette, des muscles et des ligaments de la tête de deux Gonorhynchiformes. *Mém. Lic. Sc. Zool., Univ. Liège* : 1-102.

PATTERSON, C., 1970. — Two Upper Cretaceous Salmoniform fishes from the Lebanon. *Bull. Br. Mus. nat. Hist., Geol.*, London, **19** (5) : 208-296.

— 1975. — The distribution of Mesozoic freshwater fishes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, ser. A, **88** : 156-173.

— 1984. — *Chanoides*, a marine Eocene otophysan fish (Teleostei, Ostariophysi). *J. Vert. Paleont.*, **4** (3) : 430-456.

RIDEWOOD, W. G., 1904. — On the cranial osteology of the Clupeoid Fishes. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 448-493.

— 1905. — On the skull of *Gonorhynchus Greyi*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, **11** (73), art. 63 : 489—498.

ROSEN, D. E., & P. H. GREENWOOD, 1970. — Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorhynchiform fishes. *Am. Mus. Novit.*, New York, 2428 : 1-25.

SWINNERTON, H., 1903. — Osteology of *Cromeria nilotica* and *Galaxias attenuatus*. *Zool. Jb.*, Anat., Jena, B.18 : 58-70.

TAVERNE, L., 1974. — Sur l'origine des Téléostéens gonorhynchiformes. *Bull. Soc. belge Géol. Paléont. Hydrol.*, Bruxelles, **83** (1) : 55-60.

— 1981. — Ostéologie et position systématique d'*Aethalionopsis robustus* (Pisces, Teleostei) du Crétacé inférieur de Bernissart (Belgique) et considérations sur les affinités des Gonorhynchiformes. *Bull. Acad. r. Belg. cl. sci.*, Bruxelles, sér. 5, **68** (1981-12) : 958-982.

THYS VAN DER AUDERNAERDE, D. F. E., 1961. — Anatomie de *Phractolaemus ansorgei* Blgr. et la position systématique des Phractolaemidae. *Annls Mus. r. Afr. centr. sér. 8vo, Zool. Sc.*, Tervuren, **103** : 304-312.

WOODWARD, A. S., 1901. — Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Nat. Hist.) London. Part. IV : 1-636.

PLANCHE I

Judeichthys haasi nov. gen. nov. sp.

1 — Vue générale de l'holotype (AJ-432).
2 — Vue générale de la tête de l'holotype (AJ-432).
3 — Vue latérale des vertèbres antérieures de l'holotype (AJ-432).

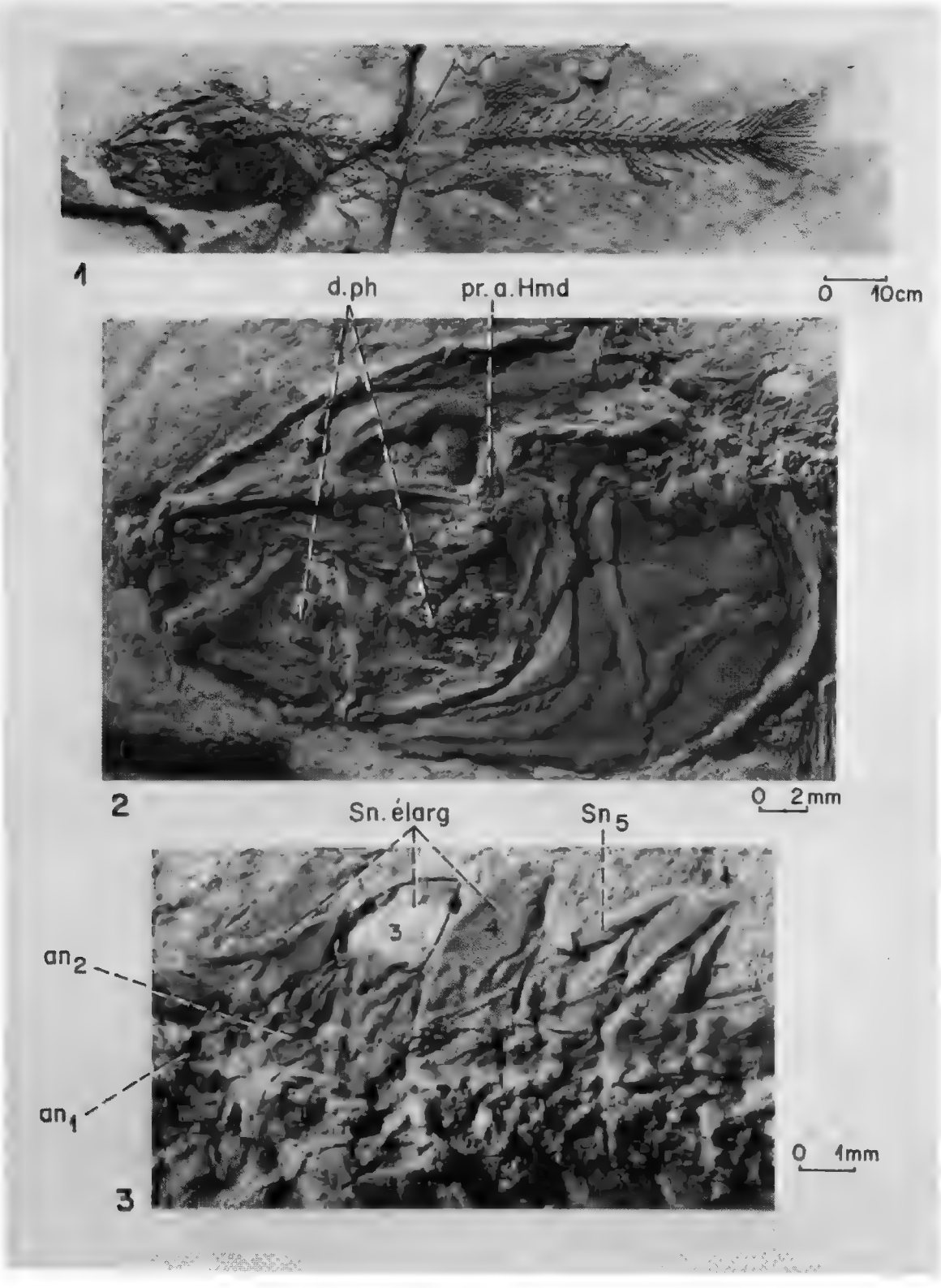


PLANCHE I

PLANCHE II.

Judeichthys haasi nov. gen. nov. sp. : vue latérale du squelette caudal de l'holotype (AJ-432).

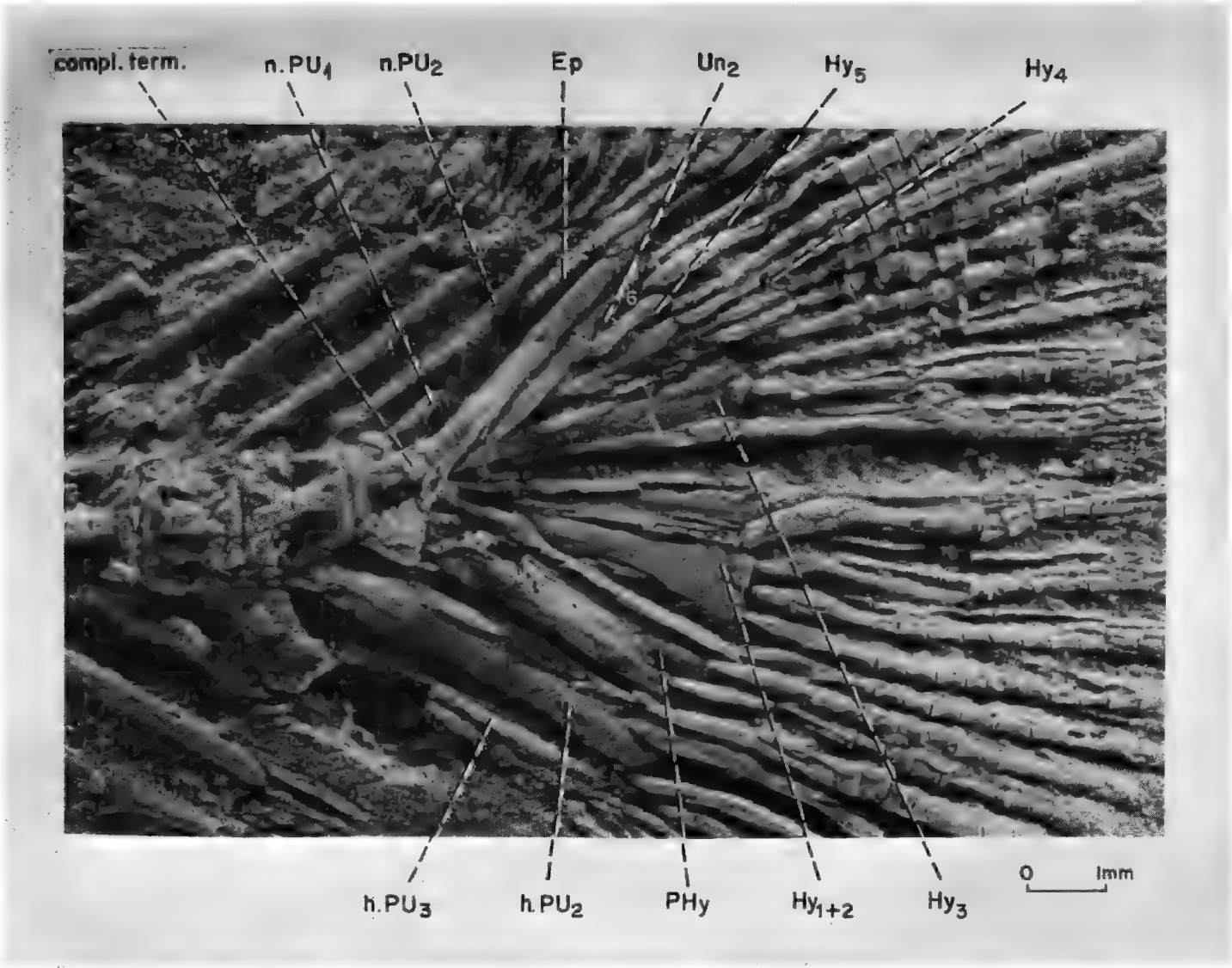

compl. term.
n. PU1
n.PU2
Ep
Un2
Hy5
Hy4
h.PU3
h.PU2
PHy
Hy1+2
Hy3
0
1mm

PLANCHE II

Achevé d'imprimer le 25 juin 1985.

Le Bulletin du 4e trimestre de l'année 1984 a été diffusé le 25 avril 1985.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage en entier, revue abrégée selon le *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'Imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°).

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigiette). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriar-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

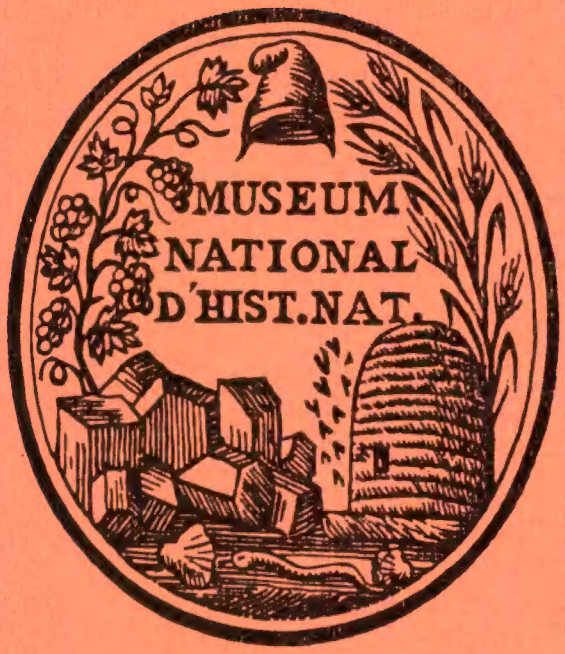
T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments aragonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astartidae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien .(Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

Ouvrages disponibles au Service de Vente des Publications du Muséum
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.